

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LE MAINTIEN DES ESPÈCES CAVICOLES DANS LES PAYSAGES AMÉNAGÉS  
EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
UGO OUELLET-LAPOINTE

DÉCEMBRE 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Au cours du cheminement sinueux qui conduit à l'achèvement d'une maîtrise, plusieurs individus nous influencent et nous aident. Notre réflexion se développe au gré de nos cogitations et des discussions qu'elles suscitent. Je remercie tous ceux qui ont pris part à mon cheminement. Votre aide a été précieuse et nous partageons ensemble le mérite de la réalisation de ce projet.

En particulier, je tiens à remercier mon directeur, Pierre Drapeau, qui m'a confié la responsabilité de mener à terme ce projet et qui a su me soutenir et me motiver tout au long de sa réalisation. Je voudrais également remercier mon codirecteur, Brian Harvey, pour son enthousiasme et à la générosité dont il a fait preuve tant dans la qualité du temps qu'il m'a consacré qu'au niveau des conseils qu'il m'a conférés.

Je remercie, Réjean Deschênes (« l'immensitude! »), ami, mais aussi mentor. Au cours de trois saisons de terrain, ses histoires et sa passion pour la faune ont été une grande source d'inspiration. Merci à mes collègues/amis (es) qui ont parfois travaillé de très longues heures dans des conditions difficiles, à commencer par Philippe Cadieux, Simon Bédard, Rachel Brien-Lavergne, Stéphanie Morin, Carl Paquin, Julien Arsenault Hétu, Brenda Salmon Rivera, Elizabeth Turcotte et Arianne Dumas. Merci pour votre jovialité et votre humour qui ont rendu mes étés de terrain stimulants et agréables. Également, merci à Antoine Nappi, Claude-Michel Bouchard, Sonia Légaré, Tyler Rudolph, Raphael Dubé, Raynald Julien, Daniel Lesieur, Mélanie Desrochers, Alain Leduc, Pierre Legendre et Maxime Allard pour le support logistique et des conversations enrichissantes.

J'aimerais aussi remercier ma mère Anne-Marie Ouellet et mon père Daniel Lapointe pour m'avoir transmis leur passion pour la nature. Ils ont été et seront toujours pour moi des

modèles d'une valeur inestimable. Finalement, merci à mes amis (es) et copines, d'avoir enrichi ma vie avec des conseils et de l'humour, sans eux les dernières années auraient été nettement moins chouettes.

Ce projet a été accompli dans le cadre des activités du Centre d'étude de la forêt (CEF) ainsi que de la Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable. Sa réalisation a été rendue possible grâce au support financier du FQRNT – Fond Forestier, de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet et de la compagnie TEMBEC.

## AVANT-PROPOS

À titre de candidat à la maîtrise, j'ai procédé à la supervision et à la récolte des données, à l'analyse des résultats et à la rédaction des articles émanant de ce mémoire à titre de premier auteur. Le présent mémoire comporte deux chapitres qui sont rédigés sous forme d'article : 1) *Functional role of remnant forest for maintenance of cavity nesters in even-aged managed landscapes of the eastern Canadian forest*, sera soumis dans une revue arbitrée qui traite d'aménagement forestier et de conservation; 2) *How direct inspections of cavities increases precision in the estimation of suitable cavity abundance and their use by cavity nesters*, a été soumis à la revue Journal of Field Ornithology en octobre 2010. Pour le premier article, mon directeur de recherche, Pierre Drapeau, ainsi que mon codirecteur Brian Harvey sont les coauteurs. Outre mon directeur, Louis Imbeau et Philippe Cadieux seront coauteurs du deuxième article.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	iv
TABLE DES MATIÈRES .....	v
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Impact de l'exploitation de la forêt boréale sur les communautés animales .....	1
Les refuges pour la faune dans les forêts aménagées .....	2
Les communautés cavicoles et le rôle fonctionnel des excavateurs .....	3
Niche écologique des principales espèces excavatrices.....	4
Grand Pic.....	4
Pic flamboyant .....	5
Pic maculé.....	5
Pic chevelu .....	5
Pic mineur .....	6
Sélection des sites de nidification.....	6
Importance de l'étude .....	7
Objectifs de l'étude.....	8
CHAPITRE I ARE FOREST REMNANTS OF MANAGED LANDSCAPES OF THE EASTERN CANADIAN BOREAL FOREST SUITABLE BREEDING HABITATS FOR CAVITY NESTING BIRDS.....	9
1.1 Résumé.....	10
1.2 Abstract.....	11
1.3 Introduction.....	12
1.4 Methods.....	14
1.4.1 Study area .....	14
1.4.2 Habitat sampling.....	14
1.4.3 Nest detection and nest abundance estimation .....	15
1.4.4 Reproductive success .....	16

1.4.5 Data analysis .....	16
1.5 Results.....	18
1.5.1 Habitat characteristics of landscapes.....	18
1.5.2 Comparisons of demographic parameters between landscapes .....	18
1.5.3 Relationships of demographic parameters with explanatory variables.....	19
1.6 Discussion .....	20
1.6.1 Nesting density comparison between landscapes.....	20
1.6.2 Quality of linear remnant habitats for nesting.....	22
1.6.3 Scales at which reproductive parameters are influenced .....	24
1.6.4 Management implications.....	25
1.8 Appendix.....	39
CHAPITRE II HOW DIRECT INSPECTION OF CAVITIES INCREASES PRECISION IN THE ESTIMATION OF SUITABLE CAVITY ABUNDANCE AND THEIR USE BY CAVITY NESTERS .....	42
2.1 Résumé.....	43
2.2 Abstract.....	44
2.3 Introduction.....	45
2.4 Methods.....	46
2.5 Results.....	49
2.6 Discussion .....	49
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	56
Rôle fonctionnel des habitats résiduels linéaires dans le maintien des espèces cavicoles....	56
Inspection directe des cavités dans l'échantillonnage de la faune cavicole arboricole.....	60
Limites de l'étude .....	60
Conséquences pour l'aménagement forestier .....	61
Travaux futurs.....	62
LISTE DES RÉFÉRENCES .....	64
ANNEXE A.....	79

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Map of the study area showing the nests detected in the two landscapes during the course of this study.....	35
Figure 1.2. Illustration of deterioration stages of live aspen trees and snags, modified from Imbeau and Desrochers (2002b).....	36
Figure 1.3. Illustration of the experimental design.....	37
Figure 1.4. Mean densities of nests for pooled woodpecker species for 2008-2009 in residual habitats of managed forest landscapes (MFL) and in unmanaged landscapes (UFL).....	38
Figure 2.1. Relationship between holes detected and suitable holes for nesting (cavities) calculated on 13 independent transects. ....	55
Figure 3.1. Réseau de nidification de la faune cavicole en forêt boréale mixte dominée par le peuplier faux-tremble dans l'est du Canada.....	58
Figure 3.2. Interactions entre les espèces dépendantes des cavités en forêt boréale mixte dominées par le peuplier faux-tremble dans l'est du Canada. ....	59



## LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1. Description of explanatory variables for the three spatial scales considered in this study.....	28
Table 1.2. Comparison of forest structure and composition in plots of both managed forest landscape (MFL) and unmanaged forest landscape (UFL).....	29
Table 1.3. Comparison of mean woodpecker nest densities/ha between the unmanaged forest landscape (UFL) and in linear residual habitats in an unmanaged forest landscape (MFL).....	30
Table 1.4. Reproductive success of woodpecker species in linear remnant habitats of the managed forest landscape (MFL) and in the unmanaged forest landscape (UFL) landscape.....	31
Table 1.5. Variables that influence woodpecker nesting densities in eastern Canadian boreal mixedwood forest (Generalized estimating equation of Poisson distribution with sampling year as a repeated measure).....	32
Table 1.6. Selected variables used to model daily nest mortality (Mayfield logistic regressions) of woodpecker species.....	33
Table 1.7. Selected variables used to model breeding productivity (ordinal logistic model for Yellow-bellied sapsucker) .....	34
Table 2.1. Habitat characteristics of forest stands surveyed to assess cavity availability.....	53
Table 2.2. Proportion of nests detected with and without direct inspection of cavities for primary and secondary cavity nesters.....	54

## RÉSUMÉ

L'aménagement forestier entraîne vraisemblablement une dégradation de l'habitat pour plusieurs espèces associées aux forêts matures. Ces dernières sont soumises à des pressions qui peuvent entraîner des baisses de population et mener à des disparitions locales. Les espèces qui dépendent des cavités arboricoles pour accomplir leur cycle de vie (espèces cavicoles) figurent parmi ces espèces vulnérables. Ce groupe représente une large proportion de la diversité spécifique vertébrée en forêt boréale. Il est crucial de déterminer si l'aménagement des forêts tel qu'il est pratiqué de nos jours permet de maintenir des habitats de nidification pour les espèces cavicoles notamment, pour les picidés qui excavent la majorité des cavités disponibles pour les autres espèces cavicoles en forêt boréale.

Le premier chapitre de ce mémoire porte sur le rôle des habitats résiduels pour le maintien des picidés en forêt boréale mixte aménagée. Dans cet écosystème, l'aménagement des paysages forestiers entraîne une raréfaction des arbres qui offrent un potentiel pour la nidification. Ils sont concentrés dans les forêts résiduelles linéaires (séparateurs de coupe et bandes riveraines). Nous avons effectué une recherche de cavités actives dans des habitats résiduels 10 à 20 ans après la coupe. Nos résultats indiquent que l'ouverture du paysage par la coupe engendre une concentration des activités de nidification dans les habitats résiduels linéaires. Par ailleurs, le suivi des nids de picidés indique que le succès de nidification est équivalent dans les habitats résiduels et les forêts témoins. Malgré une réduction substantielle de la quantité de forêts dans les paysages aménagés, les habitats résiduels linéaires apparaissent être des habitats de nidification de qualité pour les picidés.

Le second chapitre vise à comparer des techniques d'échantillonnage utilisées lors d'études portant sur la faune cavicole. L'évaluation de la disponibilité des cavités est cruciale pour identifier et maintenir des habitats propices à la nidification en forêt aménagée. La détection de cavités en vérifiant les arbres à partir du sol est rapide et peu coûteuse toutefois, cette technique est vraisemblablement biaisée puisqu'une proportion élevée de trous détectés ne sont pas complétés par une chambre utilisable par la faune. L'inspection directe de l'intérieur des cavités à l'aide d'une caméra fixée sur une perche est probablement plus précise, mais nécessite davantage d'effort. Il existe toutefois peu d'information sur l'apport de cette technique comparativement au suivi à partir du sol. Cette étude a pour objectifs; 1) d'estimer la proportion de trous détectés visuellement à partir du sol qui sont des cavités (qui ont une chambre propice à la nidification), et 2) de déterminer la proportion de cavités occupées qui peuvent être détectées à partir du sol. Nos résultats montrent que seulement 36% des trous détectés à partir du sol contiennent une chambre permettant la nidification. Par ailleurs, les excavateurs primaires étaient généralement détectés à partir du sol alors que seulement 48% des utilisateurs secondaires ont été détectés de cette manière. Nous concluons que l'inspection directe des trous est indispensable pour recueillir des données précises sur la disponibilité des cavités et sur leur taux d'occupation par des utilisateurs secondaires.

Mots-clés : Picidés, habitat résiduel, aménagement forestier, succès de nidification, productivité des nids, excavateur primaire de cavités, inspection des cavités, densité de cavités, faune cavicole, utilisateur secondaire de cavités.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **Impact de l'exploitation de la forêt boréale sur les communautés animales**

La foresterie est considérée comme une perturbation majeure en forêt boréale (Östlund *et al.* 1997). Pour cause, l'aménagement équin intensif modifie à court et à long terme les écosystèmes, et ce, à différentes échelles spatiales (Wiens *et al.* 1987; Potvin *et al.* 1999). Les processus qui déterminent la répartition des espèces dans les paysages forestiers aménagés peuvent différer en fonction de l'échelle spatiale (Villard et Guénette 2005; Warren *et al.* 2005). Les études séparent couramment l'échelle du peuplement, qui représente un habitat relativement homogène délimité par les écotones et l'échelle du paysage, qui trace le portrait de l'organisation spatiale des différents habitats, de leur diversité et de leur qualité (Drapeau *et al.* 2000; Brotons *et al.* 2003; Warren *et al.* 2005; Gagné 2006).

À l'échelle du paysage, les pratiques forestières actuelles fragmentent et changent la composition du couvert forestier (Spies *et al.* 1994). Celui-ci laisse place à d'importantes ouvertures créées par les coupes qui peuvent prendre plusieurs décennies pour se régénérer et plus d'une centaine d'années pour atteindre le niveau successional précédent la coupe. Il en résulte une augmentation de la proportion de jeunes forêts ainsi qu'une diminution considérable de l'importance régionale des forêts âgées (Bergeron *et al.* 2001; Cyr *et al.* 2009). Au-delà de la perte nette de superficies en forêts matures et surannées, le rajeunissement des mosaïques forestières tend à engendrer une simplification de la structure forestière, notamment par la diminution importante de la densité des gros arbres vivants et morts sur pied dans le paysage (Vaillancourt 2007). À noter également que la diminution de tiges matures vivantes debout limite le recrutement de chicots pour plusieurs années, voire des décennies (Spies *et al.* 1994). Ces attributs sont considérés comme primordiaux dans le maintien de la diversité biologique de l'hémisphère nord (Bergeron et Drapeau 2001). Il en résulte une diminution générale de la qualité de l'habitat qui peut entraîner pour certaines espèces une chute du niveau de la population (Thompson *et al.* 2003). En Finlande, Haapanen (1965) a montré que l'élimination des gros chicots d'une forêt aménagée engendrait une

diminution de 44% de la densité d'oiseaux cavicoles nicheurs. De façon générale, les espèces résidentes associées aux vieilles forêts sont parmi les plus vulnérables aux pertes d'attributs structuraux caractéristiques de ces habitats (Imbeau et Desrochers 2002a; Guénette et Villard 2005).

À l'échelle du peuplement, l'effet des coupes forestières est très variable en fonction du type de traitement effectué. Afin d'être concis et clairs, nous traiterons seulement des coupes totales sans rétention de tiges de grande dimension. Pour les espèces les plus sensibles, ces habitats peuvent être hostiles et former des barrières aux déplacements (Desrochers et Hannon 1997). De façon générale, les espèces de milieux ouverts ou encore les espèces ubiquistes colonisent l'habitat au détriment des espèces associées aux vieilles forêts. Dans les premières années suivant la coupe, celles-ci se concentrent dans les habitats forestiers résiduels à proximité du parterre de coupes où elles sont retrouvées en abondance anormalement élevée jusqu'à 2 ans suivant la coupe (Darveau *et al.* 1995). Selon Imbeau *et al.* (1999), l'avifaune associée aux milieux forestiers commence à réintégrer la coupe quand la régénération atteint 2 mètres.

### **Les refuges pour la faune dans les forêts aménagées**

En forêt boréale du Québec, la réglementation prévoit le maintien de bandes riveraines (20 m), de lisières boisées aux abords de chemins d'importances ou de parcours de canot-camping (20 à 30 m) ainsi que des séparateurs de coupes de largeur variant de 60 à 100 mètres selon la dimension des parterres de coupes adjacents; ces derniers peuvent atteindre 150 ha en forêt boréale (MRNF 2002). De 1988 à 1996, des îlots forestiers variant de 3 à 10 ha ou 4% de la superficie globale des secteurs aménagés, devaient être laissés dans les parterres de coupes afin de fournir des refuges pour les originaux.

En forêt boréale, plusieurs espèces d'oiseaux forestiers occupent les forêts résiduelles. La perte nette d'habitat ainsi que la configuration des habitats résiduels affecte l'occurrence des espèces (Villard et Guénette 2005). Pour certaines de ces espèces, l'activité reproductrice est moindre dans les habitats résiduels (Kouki et Vaananen 2000). Cependant, l'occurrence et l'abondance de ces espèces dépendent de la proportion du territoire maintenue sous forme de forêts résiduelles dans le paysage. Pour les espèces cavicoles, ces habitats sont

vraisemblablement cruciaux puisque les arbres qui peuvent porter une cavité y sont concentrés. Malgré leur importance pour la faune, les règlements forestiers du Québec prévoient que les habitats résiduels (à l'exception des bandes riveraines) seront prélevés quand la régénération dans les coupes adjacentes aura atteint une hauteur de 3 m.

### **Les communautés cavicoles et le rôle fonctionnel des excavateurs**

La faune associée aux cavités forme une communauté très diversifiée. Dans la majorité des habitats forestiers, 25% à 30% des vertébrés utilisent les cavités pour la nidification ou pour s'abriter (Bunnell *et al.* 1999). Dans la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec, 38 espèces d'oiseaux et de mammifères (Annexe A) sont susceptibles d'utiliser des cavités et la majorité d'entre elles en sont dépendantes pour la réalisation de leur cycle vital (Darveau et Desrochers 2001). Il existe trois guildes d'espèces cavicoles, subdivisées en raison des différences liées à l'obtention de la cavité de nidification (Aitken *et al.* 2002). De façon générale, les « excavateurs primaires » creusent une nouvelle cavité toutes les années (Aubry et Raley 2002, Sedgwick et Knopf 1990). Les « excavateurs secondaires » ont une plus faible capacité d'excavation et utilisent donc aussi les cavités déjà présentes dans l'habitat (Aitken *et al.* 2002). Les « utilisateurs secondaires » sont incapables d'excaver et sont entièrement dépendants des cavités disponibles (Aitken *et al.* 2002). Dans certains écosystèmes, la majorité des cavités utilisées sont des cavités non excavées, principalement issues de la dégradation de l'arbre (Remm 2006, K. Martin et K. Cockle, communication personnelle). À l'inverse dans plusieurs habitats, une ou deux espèces d'excavateurs primaires sont responsables de la quasi-totalité des cavités utilisées pour la nidification (Bednarz *et al.* 2004). En forêt boréale de l'ouest du Canada où la disponibilité des cavités naturelles issues de la dégradation est faible, l'abondance des utilisateurs secondaires est corrélée à celle des excavateurs primaires (Aitken et Martin 2007, Martin et Eadie 1999). La situation semble être similaire dans l'Est puisque 88% des cavités disponibles pour la nidification sont des cavités excavées (voir le chapitre 2). Tout comme dans l'Ouest, il est probable que le Pic flamboyant et le Grand Pic jouent un rôle crucial dans l'excavation des cavités utilisées par les utilisateurs secondaires de grande dimension alors que le Pic maculé excave les cavités utilisées par les petits utilisateurs (Aitken et Martin 2010).

Pour représenter la complexité des liens inhérents aux communautés cavicoles nicheuses, Martin et Eadie (1999) ont élaboré la notion du réseau de nidification ou «nest-web». À l'instar de la chaîne trophique, ce concept a comme prémisse que certaines espèces jouent un rôle clé dans la production d'une ressource limitative (cavités) nécessaire au maintien d'autres espèces de la communauté (utilisateurs secondaires) (Martin et Eadie 1999). Il permet d'établir la structure fonctionnelle du réseau de nidification, qui désigne la hiérarchisation des espèces en producteur (excavateurs) et en consommateur de cavités (utilisateurs secondaires) (Martin et Eadie 1999). Puisque l'aménagement forestier est susceptible de déstabiliser la dynamique des interactions interspécifiques (Blanc et Walters 2007), une meilleure connaissance du réseau de nidification permettrait de mieux comprendre la structure fonctionnelle des communautés cavicoles (Blanc et Walters 2007, Martin et Eadie 1999) et la façon dont il réagit aux aménagements.

### **Niche écologique des principales espèces excavatrices**

L'hétérogénéité de la mosaïque de la forêt boréale mixte du Québec permet à sept espèces de picidés de cohabiter sur un même territoire. Leur présence en sympatrie indique une spécialisation élevée leur permettant ultimement d'occuper une niche écologique différente pour diminuer la compétition interspécifique (Williams 1974). Les espèces boréales telles le Pic à dos noir (*Picoides arcticus*) et le Pic à dos rayé (*Picoides dorsalis*) occupent des forêts dominées par les résineux. Dans les peuplements échantillonnés, soit, les forêts dominées par le Peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), les principaux excavateurs sont les cinq espèces associées aux forêts mixtes et feuillues. La section suivante fournit une brève description des particularités de chacune.

#### *Grand Pic*

De façon générale, le Grand Pic (*Dryocopus pileatus*) est associé aux forêts matures denses (Conner 1980, Mannan *et al.* 1980) décidues et conifériennes (Flemming *et al.* 1999). Son domaine vital rapporté dans la littérature varie beaucoup. Toutefois, dans les forêts mixtes de la Mauricie, l'intervalle de superficie suggéré est de 171 à 312 ha (Savignac 1996). En forêt boréale mixte d'Abitibi, les arbres à cavité détectés sont des Peupliers faux-trembles. Le

diamètre à hauteur de poitrine des arbres de nidification ( $n = 8$ ) est en moyenne de 46.20 cm alors que la hauteur moyenne de la cavité est 11.90 m (P. Drapeau, données non publiées).

#### *Pic flamboyant*

Le Pic flamboyant (*Colaptes auratus*) occupe une variété d'habitats ouverts tels les brulis (Raphael et White 1984) et les régions périurbaines (Aldrich et Coffin 1979). En milieux forestiers aménagés, il occupe principalement les jeunes coupes et les habitats de lisière (Conner *et al.* 1976). Il est moins abondant en forêts fermées puisqu'il se nourrit au sol et l'accès à la ressource alimentaire y est limité. Pendant la période de reproduction, son domaine vital a été estimé entre 5 à 109 ha (Elchuck et Wiebe 2003). En forêt boréale mixte d'Abitibi, les arbres de nidification détectés sont principalement des Peupliers faux-trembles mais il peut aussi utiliser le Bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le Peuplier baumier (*Populus balsamifera*). Le diamètre à hauteur de poitrine des arbres de nidification est en moyenne de 40.38 cm ( $n = 45$ ) et les cavités sont à une hauteur moyenne de 11.75 m (P. Drapeau, données non publiées).

#### *Pic maculé*

Le Pic maculé (*Sphyrapicus varius*) est associé aux forêts décidues et mixtes composées d'essences de début de succession (Eberhardt 2000). Il préfère les forêts d'arbres de grandes dimensions (Warren *et al.* 2005). Au Tennessee, l'habitat du Pic maculé est associé aux lisières et à des peuplements où la canopée est relativement ouverte (Osborne 2002). Son domaine vital varie entre 0.6 et 6 ha (Howell 1952). En forêt boréale mixte d'Abitibi, les arbres de nidification détectés sont principalement des Peupliers faux-trembles dont le DHP moyen est de 39.15 cm ( $n = 41$ ) (P. Drapeau, données non publiées) mais il peut aussi utiliser le Bouleau à papier. Le diamètre à hauteur de poitrine des arbres de nidification est en moyenne de 35.5 cm ( $n = 139$ ) et les cavités sont à une hauteur moyenne de 11.85 m (P. Drapeau, données non publiées).

#### *Pic chevelu*

Le Pic chevelu (*Picoides villosus*) est surtout retrouvé en forêts décidues et mixtes (Salt et Salt 1976). Il semble avoir une préférence pour les peuplements denses (Conner et Adkisson

1977) mais il peut aussi être retrouvé en terrain plus ouvert comme les lisières ou les clairières (Salt et Salt 1976). Les coupes récentes l'attirent, car les débris contiennent une abondance de nourriture (Conner *et al.* 1975). Son domaine vital varie entre 2.4 et 3.6 ha (Thomas 1979). En forêt boréale mixte d'Abitibi, les arbres de nidification détectés sont des Peupliers faux-trembles dont le diamètre à hauteur de poitrine est en moyenne de 36.20 cm ( $n = 32$ ) et les cavités sont à une hauteur moyenne de 13.71 m (P. Drapeau, données non publiées).

#### *Pic mineur*

Le Pic mineur (*Picoides pubescens*) utilise un large éventail d'habitats. Il est retrouvé à la fois en forêt décidue et en forêt de conifères (Jackson et Ouellet 2002). Il préfère les peuplements denses, de faible hauteur, une structure généralement retrouvée dans les jeunes peuplements (Conner et Adkisson 1977, Conner 1980). Le domaine vital du Pic mineur varie entre 0.5 et 12 ha selon la qualité de l'habitat (Jackson et Ouellet 2002). Très tôt dans la période de reproduction les couples défendent un grand territoire. Quand l'emplacement du nid est choisi, le territoire défendu décroît grandement pour se centrer sur le nid (Kilham 1974). En forêt boréale mixte d'Abitibi, les arbres de nidification détectés sont des Peupliers faux-trembles dont le diamètre à hauteur de poitrine est en moyenne de 28.70 cm ( $n = 40$ ) et les cavités sont à une hauteur moyenne de 8.93 m (P. Drapeau, données non publiées).

#### **Sélection des sites de nidification**

La sélection naturelle avantage les individus qui sélectionnent les meilleurs sites de reproduction. La disponibilité de ces sites influence le nombre d'individus qui peuvent se reproduire ainsi que leur succès reproducteur (Li et Martin 1991). Elle est limitée par différents facteurs en fonction des traits de vie des espèces considérées (Li et Martin 1991, Aitken et Martin 2004). De façon générale, la présence de cavités est le principal facteur limitant pour les utilisateurs secondaires (Holt et Martin 1997). Les excavateurs secondaires nécessitent quant à eux du bois mort fortement décomposé (Steege et Hitchcock 1998, Warren *et al.* 2005). Par ailleurs, les excavateurs primaires requièrent un substrat apte à l'excavation de leur cavité (arbre mort ou vivant selon l'espèce) (Jackman 1975) et de surcroît, ils utilisent des tiges de gros diamètre (Gasse 2007, Laudenslayer 2002, Mannan et



Meslow 1984). Ainsi, la disponibilité des sites de nidification est intimement liée à la structure des peuplements et à la disponibilité d'arbres de forte dimension (Remm *et al.* 2006) ainsi qu'à la composition forestière (Martin *et al.* 2004). Plusieurs facteurs sont susceptibles d'affecter la sélection des sites de nidification, notamment la présence de nourriture à proximité. Par exemple, certains excavateurs primaires nécessitent une grande quantité de bois mort pour pouvoir s'alimenter alors qu'un seul chicot suffit pour la nidification. Conséquemment, dans les régions où la densité de chicots est faible, la disponibilité de sites d'alimentation peut être plus contraignante que la disponibilité de sites de nidification (Hutto et Gallo 2006). Le risque de prédation et la pression de compétition pourraient également influencer l'utilisation des sites (Li et Martin 1991). La compétition peut avoir un effet notable sur le succès reproducteur des couples nicheurs en raison de l'usurpation et de l'énergie déployée pour la défense du territoire (Olsen 2001).

### **Importance de l'étude**

L'aménagement forestier, tel que pratiqué en forêt boréale québécoise, entraîne vraisemblablement une dégradation de l'habitat des espèces associées aux milieux forestiers en raison de la perte nette d'habitat et de la fragmentation. Dans les paysages aménagés en coupes totales agglomérées, les fragments de forêts matures sont concentrés dans les habitats résiduels linéaires (séparateurs de coupe et bandes riveraines). Ce sont les derniers habitats qui offrent potentiellement les conditions propices à la nidification pour les excavateurs de cavités soit des espèces clés qui excavent des cavités essentielles au maintien de plusieurs autres espèces en forêt boréale (Aitken et Martin 2007, Blanc et Walters 2007, Saab *et al.* 2007). Toutefois, la coupe partielle ou complète d'une partie de ces habitats est permise lorsque la régénération dans les coupes atteint 3 m de hauteur (MRNF 2002). Il est donc primordial de déterminer le rôle fonctionnel des habitats résiduels pour le maintien des excavateurs primaires dans ces paysages aménagés.

Hormis quelques exceptions (Walter et Maguire 2005, Hutto et Gallo 2006, Koivula et Schmiegelow 2007), les études portant sur l'utilisation par la faune cavicole des territoires aménagés sont centrées sur quelques espèces (Bednarz *et al.* 2004) ou encore sur les attributs forestiers nécessaires au maintien de ces espèces (Kilham 1971, Conner *et al.* 1976, Bednarz

*et al.* 2004, Fort et Otter 2004). De plus, les recherches portant sur l'utilisation des habitats résiduels par les picidés sont basées sur la présence ou l'abondance d'individus territoriaux. Toutefois, ce type d'étude ne permet pas de déterminer si ces habitats offrent les conditions propices à la reproduction.

### **Objectifs de l'étude**

Ce mémoire, qui comporte deux chapitres, a comme objectif général d'augmenter le niveau des connaissances sur le réseau de nidification de la faune vertébrée cavicole dans un contexte d'aménagement forestier boréal.

Plus spécifiquement, les objectifs du premier chapitre sont 1) de déterminer si les habitats résiduels matures d'un paysage dominé par des coupes agglomérées ont un rôle dans le maintien des picidés en évaluant l'abondance des nids, leur succès et leur productivité, 2) de déterminer l'influence des caractéristiques associées à l'arbre, à la structure forestière adjacente et aux paysages sur les paramètres de reproduction.

Le deuxième chapitre porte sur les méthodologies associées à l'échantillonnage des cavités arboricoles. Il a pour objectif 1) d'estimer la proportion des trous détectés visuellement à partir du sol qui ont réellement une chambre propice à la nidification, et 2) de déterminer les proportions de picidés et d'utilisateurs secondaires de cavités qui peuvent être détectées à partir du sol.

## CHAPITRE I

# ARE FOREST REMNANTS OF MANAGED LANDSCAPES OF THE EASTERN CANADIAN BOREAL FOREST SUITABLE BREEDING HABITATS FOR CAVITY NESTING BIRDS?

Ugo Ouellet-Lapointe<sup>1</sup>, Pierre Drapeau<sup>2</sup>, Brian Harvey<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Supervision et récolte des données, analyse des résultats et rédaction*

<sup>2</sup> *Révision et aide à la rédaction*

La liste des références citées dans ce chapitre se retrouve à la fin du mémoire

## 1.1 Résumé

En forêt boréale du Canada, l'aménagement forestier a engendré la création de paysages dominés par des coupes totales agglomérées. Les parterres de coupe en régénération qui sont exempts d'arbres matures sont généralement considérés comme des habitats peu convenables pour la plupart des oiseaux forestiers. Dans ces paysages, la forêt mature est principalement concentrée dans les séparateurs de coupe et les bandes riveraines. De tels habitats peuvent être utilisés comme couloirs de déplacement ou encore pour l'alimentation et la nidification par certaines espèces associées aux forêts matures. Nous avons mené une étude visant à évaluer si ces habitats constituent des habitats de qualité pour la nidification des picidés. Nous avons évalué l'abondance de nids, leur succès de nidification et leur productivité dans un paysage aménagé et une forêt témoin non aménagée. La majorité des espèces de pics nichent en plus forte abondance dans les habitats résiduels alors que leur succès reproducteur demeure comparable à celui de la forêt témoin. Ces résultats suggèrent que des habitats résiduels des paysages aménagés constituent des habitats de qualité pour les pics. Nous recommandons l'instauration d'un moratoire sur la récolte des habitats résiduels des secteurs de coupe agglomérée et qu'ils soient maintenus de façon permanente en raison de leur haute valeur de conservation.

Mots-clés : Picidés, succès de nidification, habitat résiduel, productivité des nids, excavateur primaire de cavités, paysage aménagé

## 1.2 Abstract

In Canada's boreal forest, even-aged management has resulted in extensive landscapes of aggregated clearcuts. Regenerating clearcuts that lack mature trees are generally considered unsuitable for most forest birds. Mature forest cover in these landscapes is maintained through variable retention strategies that range from single tree retention in clearcuts to habitat patches or remnant forests mostly concentrated in linear strips (either cut-block separators or riparian buffers). Such habitats may be used as movement corridors, or for foraging and nesting by some forest dwelling species. We conducted a study on woodpecker nesting activity that assessed breeding abundance, nesting success and productivity in linear remnants of forests in managed landscapes and compared these parameters with those of breeding woodpeckers in continuous unmanaged landscapes. For most species we found higher or similar nesting abundance in linear remnant habitats compared to continuous forest tracks, as well as comparable nesting success and productivity. These results suggest that linear remnant habitats in even-aged managed landscapes provide quality habitats for woodpecker species, a clear indication of their high conservation value. Consequently, we recommend that no further harvesting be conducted in these remnant forests and that they be maintained as permanent retention habitats in even-aged managed landscapes.

Keywords: woodpeckers, reproductive success, remnant habitat, nest productivity, cavity nester, managed landscape, primary cavity excavator

### 1.3 Introduction

A large part of forest systems managed for timber production has suffered a decrease in the proportion of mature, over-mature and old-growth forest cover as a result of being managed using extensive aggregated clearcuts. This is particularly true in the case of the eastern boreal forest of North America where over-mature and old-growth forest loss has reached unprecedented levels when compared with forests under natural disturbance regimes (Cyr *et al.* 2009). In the southern parts of the managed boreal forest mature pioneer aspen dominated patches constitute most of the older remaining forest cover in managed forest landscapes. Such habitat transformation in commercial forests has affected forest birds (McGarigal and McComb 1995, Niemi *et al.* 1998, Drapeau *et al.* 2000). However, effects on birds of landscape-scale changes of forest cover in forest ecosystems managed for timber production have mainly been assessed with secondary demographic parameters such as species' occurrence or abundance patterns (Jokimäki and Huhta 1996, Schmiegelow *et al.* 1997, Drapeau *et al.* 2000, Guénette and Villard 2004). There is thus little information about bird primary demographic parameters (nesting success and productivity) that better allows the assessment of habitat quality (Van Horne 1983, Tjerberg *et al.* 1993, Bock and Jones 2004) of remnant forests in managed landscapes.

Cavity nesters are an important functional group of the forest bird community. In Canada's boreal forest, woodpeckers are keystone species in that they excavate the vast majority of cavities used by other species (Aitken and Martin 2007, Drapeau *et al.* 2009, Ouellet-Lapointe *et al.* 2010). Woodpeckers are sensitive to forest management (Gunn and Hagan 2000, Imbeau *et al.* 2001, Mikusinski *et al.* 2001) and are among the species that are the most likely to respond to loss and fragmentation of mature forest in managed landscapes. Although searching for woodpecker nests is time consuming, direct inspection of the inside of nests is a reliable technique for measuring reproductive success and productivity for these keystone species (Ouellet-Lapointe *et al.* under review).

As with most other forest species, woodpeckers are influenced by habitat changes that occur at multiple spatial scales (Gutzwiller and Anderson 1987, Bonar 2001, Nappi and Drapeau

2009). Hence, in environments fragmented by timber harvesting, woodpecker habitat occupancy and reproductive success may be influenced by habitat conditions that range from the nest tree scale, to habitat characteristics at the nest site scale and to a landscape context within which habitat remnants are embedded. Understanding how each spatial scale affects population parameters is crucial for assessing habitat quality (Wiens 1989, Brotons *et al.* 2003).

Remnant habitats in clearcut areas may be considered low quality habitats for wildlife for several reasons. First, their shape, which is often linear, may be too narrow to accommodate territories (Chapin *et al.* 1998). Second, they may contain a simplified forest structure (e.g. less large dead snags; Vaillancourt *et al.* 2008,2009). Third, predators may be more abundant (Bayne and Hobson 1997). Fourth, organisms adapted to continuous forest cover may be isolated by large, open clearcuts that act as movement barriers (Desrochers and Hannon 1997). Therefore, we predict that woodpecker population densities may either 1) decrease proportionally to the loss of habitat (pure loss effect) (McGarigal and McComb 1995; Schieck *et al.* 1995; Schmiegelow *et al.* 1997; Drapeau *et al.* 2000, Imbeau and Desrochers 2002a) or 2) decrease at a faster rate than habitat loss (configuration effect) (Andr n 1994, Fahrig 2001) when a threshold is reached (Villard and Gu nette 2005). A second prediction concerns the reproductive success where it should be lower in remnants than in the continuous forest as observed in fragmented temperate forests, (Robinson *et al.* 1995, Donovan *et al.* 1997).

In this study, we test these predictions and we determine whether remnant linear habitats in even-aged managed landscapes provide adequate nesting habitats for woodpeckers. More specifically, we 1) assess breeding abundance, nesting success and productivity of woodpeckers in remnant habitats as well as in unmanaged forest, and 2) we use a hierarchical approach to determine how habitat characteristics associated with the nesting tree, its immediate neighbourhood (nest site) or the landscape context surrounding remnants affect woodpecker demographic parameters.

## 1.4 Methods

### 1.4.1 Study area

The study took place in the southern boreal forest of northwestern Quebec (48°30' N, 79°20' W) in the balsam fir-white birch bioclimatic domain, situated in the clay belt of Quebec and Ontario (Saucier et al. 1998). The region is characterized by clay deposits originating from the proglacial Lake Barlow–Ojibway and by low rocky hills (Vincent and Hardy 1977). The average annual temperature is 0.6°C and average total annual precipitation is 822.7 mm (Environment Canada 2008). Our study area consists of two landscape types. The first is a continuous unmanaged forest landscape (UFL) covering over 80 km<sup>2</sup> and located in the conservation zone of the Lake Duparquet Research and Teaching Forest. The second landscape, situated approximately 20 km to the southwest, is a managed forest landscape (MFL) with 10 to 20 years old clearcuts, clustered over 100 km<sup>2</sup> with remnant forests mostly concentrated in linear residual habitats. The proportions of mature forest cover (> 70 years old and trees higher than 12 m) are 27% in the managed landscape (MFL) compared to 60% in the unmanaged forest landscape (UFL) (Fig. 1.1).

Late-successional stands on mesic soils are dominated by balsam fir (*Abies balsamea*) and white birch (*Betula papyrifera*). In some stands white cedar (*Thuja occidentalis*), black spruce (*Picea mariana*) and white spruce (*P. glauca*) are present as companion species (Rowe 1972). Second growth stands originating from logging are often dominated by intolerant deciduous particularly trembling aspen (*Populus tremuloides*) and white birch. After fire, depending on the composition of burned stands, these species can be accompanied by or dominated by jack pine (*Pinus banksiana*) and/or black spruce.

### 1.4.2 Habitat sampling

Habitat characteristics were measured at three spatial scales: the nest tree (characteristics of nesting trees), the nest site (11.2 m radius plots of 0.04 ha around nesting tree) and the landscape context surrounding nest trees (250 m, 500 m and 1 km radius areas around cavity trees). Nest tree variables included the tree diameter at breast height (DBH), the tree decay stage based on Imbeau and Desrochers (2002b) (Fig. 1.2), the cavity height and the



occurrence of mycosis (Table 1.1). At nest sites, all trees within sampling plots with a diameter at breast height (DBH) greater than 10 cm were surveyed in the same manner as nesting trees (see derived variables in Table 1.1). The same procedure was used in the systematic forest structure sampling plots (11.2 m radius plots of 0,04 ha) located 100 meters apart on transect lines with the first plot at 50 meters from the start of the line transect (see below for transect line description). Finally, residual mature forest cover (> 70 years old and canopy height over 12 meters) in the landscape surrounding nesting trees was extracted from digital forest cover maps.

#### *1.4.3 Nest detection and nest abundance estimation*

In both landscapes we established study plots in mature, aspen-dominated mixedwood forest cover types. This habitat is known as a key habitat for some cavity nesters in the boreal forest (Nappi 2009, Drapeau *et al.* 2009, Aitken and Martin 2004). We established 5 monitoring plots (20 ha) in the UFL in forest tracts ranging in age from 92 to 138 years old that originated from wildfires that occurred between 1870 and 1916 (Bergeron 1991; Dansereau and Bergeron 1993). Each plot consisted of nine 400 meter transect lines, 50 meters apart (Fig. 1.3). In the MFL, we selected linear remnant habitats similar in their age (85 years old), forest structure and composition that originated from a wildfire in 1923 (Dansereau and Bergeron 1993). We established 7 study plots (2-3 ha) that were variable in length and shape due to configuration differences of the linear remnant habitats. Each plot was composed of one transect line ranging from 350 m to 700 m located in the center of each linear habitat. Cavities used for nesting were located during three surveys between the beginning of May to mid-July 2008 and 2009 by listening for excavation activities and begging nestlings, by direct observation of users or by tapping tree trunks containing cavities (Aitken *et al.* 2002). We conducted an active search for Hairy Woodpecker nests outside the plots in 2009 to increase sample size. Nests located opportunistically were also included in the reproductive success analysis. All nesting trees were individually marked with a numbered aluminum tag (Martin and Eadie 1999)

Nest abundance was assessed by calculating the number of nests located in a 50 m radius (0.78 ha) from the center of systematic habitat sampling plots (n=134). We assumed that the

forest structure sampled in the 11.2 m radius systematic habitat sampling plot was representative of the whole 50 m radius plots.

#### 1.4.4 *Reproductive success*

A cavity was considered active if it contained a live egg or nestling (Martin *et al.* 2004). Nest fate was evaluated by visits every 2 to 6 days following initial location. Nesting attempt was considered a failure if (1) there was clear sign of predation (broken eggs, scattered feathers); (2) the cavity was empty before fledging was possible; (3) eggs did not hatch; (4) the cavity was usurped by another species. If these cues were not available to determine failure, in the absence of success, the outcome was considered uncertain (Deng and Gao 2005, Gareau 2005). Nests that fledged at least one young were considered successful. To evaluate the number of days a nest was observed “exposure days”; the first day of observation corresponded to the first day that eggs or nestlings were discovered. The last day of observation for nests that failed corresponded to the midpoint between the last active day recorded and the last check, whereas we used the last active day recorded for successful nests or nests with uncertain fate (“Last Active-A” approach of Manolis *et al.* 2000). Productivity of successful nests was based on the number of young observed near the time of fledging (>80% of nesting cycle) (Nappi and Drapeau 2009). Nests that had been predated or abandoned were considered as zeros in terms of productivity. We did not include re-nesting attempts in our analysis because of the lack of independence of observations. Breeding birds were not banded in the course of this study and it is likely that some individuals have been included more than once among years (year round returning individuals) (Martin and Li 1992). Nevertheless, this bias is thought to be similar in both types of surveyed landscapes and in this regard should not influence our results.

#### 1.4.5 *Data analysis*

Habitat characteristics, nest abundance and breeding productivity were compared for plots in both landscapes with a permutation t-test which is robust to analyse skewed distributed data (Hesterberg *et al.* 2005). Nesting density was derived for each plot by dividing the nest abundance by the plot surface (0.78 ha). Nest success was evaluated by using the Johnson method (Johnson 1979) which reduces the bias associated with unequal periods of

observation (Mayfield 1961, 1975). To compare breeding success in both landscapes, an estimator ( $T$ ) of nesting success for each woodpecker species in each landscape was derived using the daily nest mortality values and exposure days as weight. This estimator is referred to a Chi-square distribution (Johnson 1990); in this manner we assess for the significance of the difference between the two groups (group 1: woodpeckers nesting in the UFL and, group 2: woodpeckers nesting in the MFL).

To assess the effect of explanatory variables on woodpecker nest abundance calculated on 50 m radius plots in forest patches we used a general estimating equation (GEE) of Poisson distribution with the survey year as the repeated measure. The survey year or its interactions were not found to be significant in explaining nest abundance; therefore, this variable was excluded from further analyses. We established three models which differed in the scale at which they explained variability of nest abundance. For each scale we selected models by backward selection based on the QIC criterion, an extension of AIC suitable for comparing GEE models (Pan 2001). We established a model that included local scale variables (as measured in the 11.2 m systematic forest structure sampling plots located at the center of each 50 m radius nest abundance plot) (model A). The landscape context effect was accounted for in a separate model (model B) which included only the binary variable LANDSCAPE (Table 1.1). Finally, we used all variables found to be significant in models A and B into a third model (model C). Models were compared based on the QIC criterion. This hierarchical approach enabled us to determine at which scale variability could be best modeled and whether the explained variability was redundant between scales.

To assess the influence of explanatory variables on parameters of woodpecker reproductive success, our sample size was too low to enable us to detect species specific trends for all sampled species (Hensler and Nichols 1981). Therefore, we developed models for the Yellow-bellied Sapsucker independently, but pooled data for all other woodpeckers, given their low sample size. Although we recognize that natural processes may influence organisms in a species-specific way (Deng and Gao 2005), pooling was applied to increase the statistical power of these analyses. We tested the effect of explanatory variables (Table 1.1) on daily nest mortality rate (failure/success) using Mayfield logistic regression (Aebischer 1999; Hazler 2004). The effect of explanatory variables on breeding productivity (fledgling

numbers/nest) of Yellow-bellied Sapsuckers was examined using cumulative logit models (Allison 1999).

For both daily mortality and breeding productivity analyses, we established three separate models for the different scales (nesting tree, nest site, landscape context) at which explanatory variables were measured. The nest site was the only scale at which variables significantly explained variance; therefore no further analysis was done to compare the resulting models. Data were analyzed using R for Windows version 2.8.1 (R Development Core Team 2010).

## 1.5 Results

### 1.5.1 *Habitat characteristics of landscapes*

Although study plots were selected on the basis of their apparent similarities in age, composition and structure, there were nevertheless differences in habitat characteristics of plots from the two landscapes (Table 1.2). Study plots in the UFL had higher densities of small deciduous live trees and snags whereas higher densities of large deciduous trees were measured in MFL study plots. Snags of intermediate size (DD2030) were found in similar densities in plots of both landscapes and conifer trees (snags and live) were more abundant in UFL plots. The high standard deviation values for most habitat characteristics indicate, however, that there was high heterogeneity among plots in both landscapes.

### 1.5.2 *Comparisons of demographic parameters between landscapes*

Overall, the average nesting abundance were higher in linear remnant forests of the managed forest landscape (MFL = 0.85 per plot which represents 1.1 nest/ha) than in plots of the continuous unmanaged forest landscape (UFL= 0.26 per plot which represents 0.34 nest/ha) (Fig. 1.4). The Yellow-bellied Sapsucker was the most abundant nesting species in both habitats and accounted for half of the nests monitored (Table 1.3). This species was therefore an important driver in differences between landscapes with regards to overall nesting abundance of cavity nesters. However, all other species, regardless of sample size, were also more abundant in remnant habitats of the MFL than in the UFL plots (Table 1.3). Differences in the nest abundance between landscapes were greatest for Northern Flickers with 0.20 nest

per plot (0.26 nest/ha) in the MFL and 0.01 per plot (0.01 nest/ha) in the UFL. The Pileated Woodpeckers and the Hairy Woodpeckers were the least abundant species surveyed. Their low sample size precluded the comparison of nesting abundance between landscapes.

A total of 115 nests found over the two years of the study were used to estimate nesting success (i.e. >1 observation day). There were 17 unsuccessful breeding attempts of which 90% were due to predation. The breeding productivity (number of fledglings) was measured in 86 nests. Yellow-bellied Sapsuckers maintained a similar breeding success and productivity in both landscapes (Table 1.4). In the same manner, all Downy Woodpecker nests were successful in both habitats. Daily mortality rate for all the other species was at least twice higher in MFL compared to UFL. Consequently, they exhibited a decrease in breeding success in managed landscapes; Hairy Woodpecker (MFL:44% vs. UFL:100%), Pileated Woodpeckers (MFL:9% vs. UFL:100%) and Northern Flickers (MFL:47% vs. UFL:81%). However, for all three species, the difference in breeding success between both landscapes was not significant due to the small sample size (Hensler and Nichols 1981). For all species except the Downy Woodpecker, productivity was slightly higher in UFL, but this trend was only statistically significant for the Hairy Woodpecker (Table 1.4).

### *1.5.3 Relationships of demographic parameters with explanatory variables*

Based on QIC, nesting abundance of woodpeckers were better predicted by forest structure characteristics within study plots than by the landscape context (i.e., managed vs. unmanaged landscapes) within which they were embedded (Table 1.5). Density of live deciduous trees larger than 30 cm DBH ( $DL \geq 30$ ) and of dead deciduous trees of 20 to <30 cm DBH (DD2030) were significant predictors of nesting abundances (Model A, Table 1.5). The landscape variable (LANDCON) was also significant (Model B, Table 1.5). Overall, the best model (model C, Table 1.5) included all significant variables from the local scale as well as the landscape context, indicating that the landscape explains additional variability. The interactions between the variables included in each of the three models were not found to be significant and were therefore excluded from the results.

Daily mortality rate of Yellow-bellied Sapsuckers was only influenced at the nest site scale (Table 1.6). None of the observed variability was attributed to either the nesting tree or the

landscape scales. The density of living deciduous trees of 10 to < 20 cm DBH (DL1020) was the only significant variable and it positively influenced daily mortality. This model explained 20% of the observed variance (Table 1.6). In the same manner, the nest productivity of Yellow-bellied Sapsuckers was influenced solely by forest structure at the nest site scale but this relationship accounted for only 10% of the observed variance (Table 1.7).

The relationships of other woodpecker with explanatory variables were assessed for the entire group of species. Again, nesting tree scale and landscape scale did not influence daily mortality. At the nest site scale, the density of live deciduous trees with  $\geq 30$  cm DBH (DL $\geq$ 30) was the best predictors of the observed daily mortality. This negative relationship explained 30% of the observed variance.

## 1.6 Discussion

Contrary to our expectations, nest abundance and reproductive success of most woodpecker species were equivalent or higher in the managed forest landscape than the unmanaged landscape. These results suggest that linear remnant habitats indeed provide adequate nesting habitats for woodpeckers.

### 1.6.1 Nesting density comparison between landscapes

Differences in the nest density between landscapes were greatest for Northern Flickers, a species that is known to benefit from canopy openings resulting from timber harvesting (Conner *et al.* 1976). Nesting densities in the remnant habitats (0.26 nests/ha) are among the highest densities reported in the literature for territorial males (Cyr 1974). They were, however, much lower in the unmanaged forest landscape with a mean density of 0.01 nest/ha. For other species, finding higher nesting densities in remnant linear habitats was contrary to what we expected given the net loss of mature forest habitat resulting from timber harvesting. This was particularly the case for the Yellow-bellied Sapsucker, the most abundant cavity-nesting bird in the boreal mixedwood forest (Hannon 2009, Cooke 2009, Drapeau *et al.* 2009). Nesting densities of 0.51 nests/ha in MFL and 0.26 in unmanaged forest were similar to those found in other studies in aspen forests (Beals 1960, Martin 1960, Speirs and

Orenstein 1975, Erskine 1977, Schieck *et al.* 1995, Norton and Hannon 1997, Doyon *et al.* 2005). Downy Woodpecker, considered an edge species that is adaptable to a variety of habitats (Klimkiewicz and Solem 1978), was present in higher densities in linear strips.

Nest concentration in linear remnant habitats of our managed landscape (MFL) may reflect a “confinement effect”, also referred to as a “crowding effect” that persists in time following regeneration of cutover areas. Shortly after timber harvesting, territorial forest-dwelling birds concentrate in remaining forest patches close to the harvested areas that they had previously occupied (Whitcomb *et al.* 1981, Andrén, 1994; Darveau *et al.* 1995, Schmieglow *et al.* 1997, Debinski and Holt, 2000). The increased competition for nesting territories and foraging resources tends to have a negative effect on fitness. This is thought to be a short-term effect that is followed by a decline in abundance of forest-dwelling species in the following years. For example, Darveau *et al.* (1995) found an increase in populations of forest birds in riparian buffers immediately after harvesting and observed a decline in abundances three years later. Our results show, that even 20 years after harvesting, populations of woodpecker species still concentrate in these remnant habitats. Woodpeckers are considered forest-dwelling species because they require large trees for nesting and foraging (Drapeau *et al.* 2009). Species may adapt to a decrease in large tree availability by increasing their home range size to include more quality habitats (Renken and Wiggers 1989). As well, they may compensate the loss of optimal habitats by using marginal habitats. In this regard, foraging activity in cut-blocks and disturbed areas have been documented (Conner *et al.* 1975, Bull *et al.* 1995, Ripper *et al.* 2007). Furthermore, saproxylic insects, one of the main preys of several species of woodpeckers may be abundant in remnant habitats (Webb *et al.* 2008, Saint-Germain, personal communication). Ultimately, woodpeckers may be more generalist foragers than many other forest dwelling species. Alternatively, the absence of adequate nesting trees in regenerating clearcuts constrains woodpeckers to nest in remnant forest patches, which would explain the observed concentration of nests and prolonged confinement effect.

Another explanation may be that in the managed landscapes most of the remaining suitable nesting habitats are located in remnant forests (Bunnell 2002). They are surrounded by clearcuts which are unsuitable for nesting. Therefore, our surveyed plots contain all of the forest area where nesting is possible. In contrast, in the unmanaged landscape, surveyed

habitats were surrounded by suitable nesting habitats. Given that woodpeckers are territorial birds and have large home ranges, it would appear more likely that the nest of a territorial bird could be near (but outside) of a surveyed plot in the continuous forest than in linear strips, thus leading to lower estimates of nest densities.

At the landscape scale, high connectivity (*sensu* Bennett 2003) between remnants of the residual forest cover in our managed landscape is another potential factor. Moreover, there is a large tract of unmanaged forest nearby (less than 30 km), which may act as a source habitat and therefore increase reproductive activity in remnant habitats (Brotons *et al.* 2003).

#### 1.6.2 *Quality of linear remnant habitats for nesting*

The high occupancy of remnant habitats in fragmented managed landscapes under study, indicates that they may be important in the maintenance of woodpeckers. However, considering only occupancy may be misleading in indicating habitat quality for species (Van Horne 1983, Tjernerberg *et al.* 1993, Bock and Jones 2004). Species may compensate the loss of optimal habitats by using marginal habitats or by overusing the remaining optimal habitats (Hannon and Norton 1997). Furthermore, an increase in small mammalian predator abundance, as observed in forest remnants in agricultural landscapes may have adverse effects on reproduction (Bayne and Hobson 1997, Schmiegelow and Monkonnen 2002). These factors may result in a decrease in reproductive success. Linear remnant habitats could in effect be ecological traps. Breeding success and productivity are thus better indicators of habitat quality than population abundance or density with regards to population persistence in remnant habitats of fragmented landscapes. Such demographic parameters have been evaluated in only a few studies for woodpeckers, however and are rarely used in comparative studies because gathering sufficient data to allow valid statistical analysis is extremely energy and time consuming (Hensler and Nichols 1981). For this reason authors often rely on species presence or abundance as a measure of habitat quality. In their study, Tjernerberg *et al.* (1993) compared nesting success and densities of Black Woodpeckers in unmanaged forest and forest patches of fragmented farmland landscapes and found that they maintained similar nesting success and nest densities. To our knowledge, our study is one of the first to report on



reproductive success and productivity of forest birds in remnant habitats in managed, timber harvested landscapes.

We found that most species maintained a high reproductive success and productivity in the linear remnant habitats. Moreover, our results indicate that for the two years of this study, predation rates were low. For instance, although partial predation was observed for Downy woodpeckers, all nests were successful and breeding productivity was similar for both habitats (3.75 to 3.25 young fledged/nest in the MFL and the UFL respectively). Similar values of reproductive success were observed in high elevation mixed forests of central Arizona (only 3 nests) (100%: Li and Martin 1989). Breeding success for the Yellow-bellied Sapsucker (81%: UFL and 73%: MFL) was below values recorded in aspen stands in Algonquin Park, Ontario (93.6%: Tozer *et al.* Unpublished data). Productivity was only slightly lower in remnant habitats (2.57 and 2.81 young fledged/nest) but it was very similar to estimates from Michigan (2.72 young fledged/nest: Eberhardt 1994).

Although not statistically significant, we found that nesting success was lower in remnant linear habitats for Northern Flickers (47% vs. 81%) and Hairy Woodpeckers (44% vs. 100%). For these species, all but one unsuccessful nesting attempt (Hairy Woodpecker nest abandonment), were due to predation. In a grassland ecosystem with scattered patches of trembling aspen and mixed coniferous forest in British-Columbia, Wiebe (2003) found that Northern Flickers had 71 to 73% nesting success while in logged and unlogged burned mixed wood forest of Idaho, nesting success varied from 50% to 75% for Northern Flickers (Saab *et al.* 2007). For Hairy Woodpeckers Martin and Li (1992) found 73.6% successful nests in unlogged high elevation mixed wood forest. In the previously mentioned study in burned forests, Saab *et al.* (2007) found that Hairy Woodpeckers had an 83% to 90% nesting success in unlogged areas and 58% to 76% for areas that had been subject to salvage logging. Nest productivity was significantly lower in managed landscapes only for Hairy Woodpeckers. For this species, our results are consistent with studies in burned salvaged forest where Hairy Woodpeckers are considered vulnerable to logging activities (Saab *et al.* 2007).

### 1.6.3 Scales at which reproductive parameters are influenced

Habitat changes occur at a variety of scales (Gutzwiller and Anderson 1987, Brotons *et al.* 2003). Organisms may be influenced by local scale factors as well as landscape scale factors; it is therefore important to consider the scales relevant to the ecological processes and organisms under study (Wiens 1989). Modeling variability at different scales provides an understanding of their relative level of influence. Furthermore, the use of a hierarchical approach allows the inclusion of variability at local scales before assessing the influence of variables at landscape scales (Brotons *et al.* 2003).

In this study, nesting abundance was primarily influenced by the local forest structure and composition of study plots. Nesting abundance increased with the density of large (> 30 cm) deciduous trees and intermediate size (20 to 30 cm) deciduous snags. This is not surprising considering that 73% of deciduous trees were aspen in the surveyed plots and that, in boreal mixedwood forest, aspen is the preferred nesting tree for all woodpeckers under study (Aitken 2007, Drapeau *et al.* 2009, Ouellet-Lapointe, unpublished data). This preference is presumably related to aspen's vulnerability to heart rot which facilitates cavity excavation by woodpeckers (Bernards 2004, Jackson and Jackson 2004). Moreover, excavators tend to select larger trees for nesting than the available average (Gasse 2007, Laudenslayer 2002, Mannan and Meslow 1984). Downy Woodpeckers (the smallest excavator) occupy on average, smaller trees than other species but are nonetheless nesting in trees with a mean DBH of 28.8 cm (Ouellet-Lapointe, unpublished data). Generally, Pileated Woodpeckers, Hairy Woodpeckers and Yellow-bellied Sapsuckers used live trees and Downy Woodpeckers and Northern Flickers used dead trees (Drapeau *et al.* 2009). Hence, for these primary excavators, both live trees and snags represent important nesting substrates.

The observed higher nest abundance in the managed forest landscapes may be partly explained by the forest structure of plots selected for survey in the landscapes. Surveyed plots in linear strips contained more large deciduous trees (>30 cm). However, part of the observed variance in nest abundance was explained solely by the landscape context. This suggests that the nesting abundance differences between landscapes are related to other factors than the local forest structure and composition characteristics of study plots. Furthermore, it is an

indication that woodpeckers concentrate in forest strips because the surrounding habitat dominated by clear cuts is inadequate for nesting.

For all woodpecker species, reproductive success and productivity were significantly explained by variables measured at the nest site scale solely. Yellow-bellied Sapsucker nests suffered increased daily nest mortality with the increase of small deciduous trees, which indicates that they have higher daily mortality in young forests. For pooled species, the density of large deciduous trees had a positive effect on nesting success, indicating that the pooled species have a better fitness in mature forest patches.

Other studies have found that nest tree characteristics can influence nesting success because low quality nesting substrates may offer less protection from predators or from bad weather (Tozer *et al.* 2009). Cavity height can also influence breeding success due to increased risk of predation from ground mammals at lower heights (Li and Martin 1991, Hooge *et al.* 1999). Perhaps the relative availability of high quality nesting substrates in our study would explain the limited use of low quality nesting trees. Finally, our results do not support the idea that a decrease in the amount of mature forest at the landscape level has an adverse influence on woodpecker species fitness in managed landscapes.

#### *1.6.4 Management implications*

Setting conservation targets in managed forest landscapes is a major issue in forest management regulation and policy in many jurisdictions (Villard and Jonsson 2009). Biologists and foresters have proposed various management approaches to maintaining biodiversity. Strategies range from coarse filter approaches using the historical variability of natural disturbance regimes as a guideline or reference for management (Gauthier *et al.* 2008) to species-oriented approaches based on habitat thresholds (Drapeau *et al.* 2009b, Betts and Villard 2009). These approaches focus mostly on minimizing the effect of management on biodiversity (Gauthier *et al.* 2008).

Woodpeckers are keystone species in that they excavate cavities that are essential for many other species (Bunnell 2000). Previous research has shown that woodpeckers are vulnerable to forest management, yet our results clearly show that mature remnant forests maintain high

woodpecker nest abundance and good reproductive success for some species up to 20 years after the harvesting of much of the surrounding forest matrix. Our results support the idea that finer scale forest structure and composition are important drivers of habitat quality for forest-dwelling birds and that, at least woodpeckers, are tolerant to the opening of the forest cover induced by timber harvesting at the landscape scale. Hence, habitat retention in managed landscapes should aim at leaving in remnant habitats an increased variability of forest structure and composition, especially large live and dead trees (Vaillancourt *et al.* 2008, Darveau *et al.* 1995) for cavity nesters. This in turn, as seen in our study, could allow cavity nesters to use these environments as successful breeding habitats.

The relatively short rotation even-aged management approach that used clearcutting has been applied extensively in the last 50 years in the eastern boreal forest of Canada. During this period, the land base has become dominated by aggregated clearcuts varying in age, where mature forest and mature trees in forest management units are maintained through an array of retention strategies that range from single tree retention, within clearcuts, to patches or linear forest strips (riparian buffers or cut-block separators) (Mitchell and Beese 2002, MRNF 2002, British-Colombia Forest Service 2003, OMNR 2002, Alberta Ministry of Sustainable Resource Development 2009). However, retention of remnant forest habitats in these managed landscapes may be temporary. For instance in Quebec, partial or total harvesting is authorized in cutblocks separator when regeneration in adjacent cuts reaches 3 meters (MRNF 2002). Our study clearly shows that linear remnant habitats in these large cutover landscapes are occupied by mature forest species, and used as breeding habitats. Moreover reproductive success of cavity nesting birds in these remnant habitats is comparable to that observed in continuous forest landscapes. Our results provide evidence that these remnants are high quality habitats (*sensu* Van Horne 1983) that are of high conservation value for mature forest bird species in managed landscapes. We therefore recommend that these habitats be maintained permanently throughout the timber rotation, without further harvesting as currently required by Quebec forest regulations (MRNF 2002).

## **1.7 Acknowledgements**

We would like to express our gratitude to our technician R. Deschênes and to our dedicated field assistants S. Bédard, E. Turcotte, S. Morin, R. Brien-Lavergne, C. Paquin, J. Arsenault Hétu, B. Salmon Rivera and A. Dumas. We also thank S. Légaré, C-M. Bouchard, A. Nappi, T. Rudolph, L. Imbeau and R. Julien for logistic support and insightful comments. Financial support for this project was provided by the Lake Duparquet Research and Teaching Forest, the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Research Chair in Sustainable Forest Management, TEMBEC, and the Natural Sciences and the Engineering Research Council of Canada (grants to P. Drapeau and L. Imbeau) as well as the Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), Programme de recherche en équipe (P. Drapeau and coll.) and Postgraduate scholarships (U. Ouellet-Lapointe) from NSERC, FQRNT and TEMBEC.

Table 1.1. Description of explanatory variables for the three spatial scales considered in this study.

Nesting tree		Nest site (plots around active nests) and local scale (systematic forest structure sampling plots)		Landscape	
Variables	Description	Variables	Description	Variables	Description
a) DBH	Diameter at breast height	e) DL1020	Number of deciduous living trees from 10 to <20 cm of DBH	m) LANDCON	MFL or UFL <sup>2</sup>
b) DEG	Degradation stage of trees <sup>1</sup>	f) DL2030	Number of deciduous living trees from 20 to <30 cm	n) OLD250 <sup>3</sup>	Percentage of forest cover in a 250 m radius
c) CAVHEIGHT	Cavity height	g) DL≥30	Number of deciduous living trees from ≥30 cm	o) OLD500 <sup>3</sup>	Percentage of forest cover in a 500 m radius
d) FUNGUS	External presence or absence of fungus	h) DD1020	Number of deciduous snags from 10 to <20 cm of DBH	p) OLD1000 <sup>3</sup>	Percentage of forest cover in a 1000 m radius
		i) DD2030	Number of deciduous snags from 20 to <30 cm		
		j) DD≥30	Number of deciduous snags from ≥30 cm		
		k) CL	Number of coniferous living tree		
		l) CD	Number of coniferous snag		

Variables (a) to (d) are associated to the nesting tree spatial scale and variables (f) to (l) are associated to the nest site and local spatial scale (absolute densities calculated on 11.2 m radius where all trees with DBH greater than 10 cm were sampled). Finally, variables (m) to (q) are associated to the landscape spatial scale.

<sup>1</sup> Based on Imbeau et Desrochers 2002b

<sup>2</sup> MFL refers to managed forest landscape, and UFL refers to unmanaged forest landscape

<sup>3</sup> semi-quantitative variable where LOWEST is 0% to <25% forest cover, LOW is >25% to <50%, HIGH is >50% to <75% and HIGHEST is >75% to 100%

Tableau 1.2. Comparison of forest structure and composition in plots of both managed forest landscape (MFL) and unmanaged forest landscape (UFL). All numbers represent stem density/ha.

Variables	MFL Mean $\pm$ SD	UFL Mean $\pm$ SD	Probability <sup>1</sup>
Deciduous live trees (10-20 cm DBH)	1.655 $\pm$ 2.820	5.594 $\pm$ 6.226	0.001**
Deciduous live trees (20-30 cm DBH)	2.546 $\pm$ 2.934	5.374 $\pm$ 5.114	0.007**
Deciduous live trees ( $\geq$ 30 cm DBH)	5.942 $\pm$ 3.591	2.913 $\pm$ 3.542	0.001**
Deciduous snags (10-20 cm DBH)	1.698 $\pm$ 2.640	5.081 $\pm$ 5.808	0.005**
Deciduous snags (20-30 cm DBH)	2.165 $\pm$ 2.636	1.677 $\pm$ 1.986	0.301
Deciduous snags ( $\geq$ 30 cm DBH)	1.400 $\pm$ 1.684	0.832 $\pm$ 1.264	0.041*
Coniferous live trees	8.021 $\pm$ 6.485	15.536 $\pm$ 9.952	0.001**
Coniferous snags	0.679 $\pm$ 1.145	1.665 $\pm$ 2.054	0.014*

<sup>1</sup> The probability and the significance level of the differences between the two habitats;

\* Significant ( $\alpha < 0.05$ ) and \*\* Highly significant ( $\alpha < 0.01$ )

Tableau 1.3. Comparison of mean woodpecker nest abundance as measured in the 50 m radius plots and the corresponding densities per hectare of mature aspen dominated forest between managed forest landscape (MFL) and an unmanaged forest landscape (UFL).

SPECIES	MFL	UFL	Probability
	Nest abundance (nest/ha) <sup>1</sup>	Nest abundance (nest/ha)	
Northern Flicker	0.20 (0.26)	0.01 (0.01)	0.001 **
Yellow-bellied Sapsucker	0.40 (0.51)	0.20 (0.26)	0.031 *
Downy Woodpecker	0.15 (0.19)	0.03 (0.04)	0.003 **
Hairy Woodpecker	0.03 (0.04)	0.01 (0.01)	-

Numbers correspond to the average number of nests detected in aspen dominated forest patches for 2008 and 2009 combined.

<sup>1</sup> Nest abundance as measured in the 50 m radius (0.785 ha) and between brackets is the corresponding density per hectare.



Table 1.4. Reproductive success of woodpecker species in linear remnant habitats in the managed forest landscape (MFL) and the unmanaged forest landscape (UFL). Daily survival rate differences between habitats were compared with the Johnson (1979) method and productivity was compared with a permutation t-test. Species parameters that differ significantly among habitats are indicated in bold.

Species	n <sup>1</sup>	Obs. days	Daily survival rate		Nest success <sup>2</sup>		Productivity	
			MFL	UFL	MFL	UFL	MFL	UFL
Yellow-bellied Sapsucker	57 (42)	1330	0.992 ± 0.003	0.995 ± 0.003	0.730 ± 0.132	0.803 ± 0.079	2.57 ± 1.785	2.89 ± 1.617
Downy Woodpecker	15 (12)	392	1.000	1.000	1.000	1.000	3.75 ± 0.500	3.25 ± 1.388
Hairy Woodpecker	23 (15)	381.5	0.980 ± 0.009	1.000	0.443 ± 0.180	1.000	<b>2.00 ± 1.936</b>	<b>3.70 ± 0.816 *</b>
Norther Flicker	16 (14)	372	0.982 ± 0.009	0.995 ± 0.005	0.468 ± 0.205	0.811 ± 0.170	2.37 ± 2.615	3.50 ± 1.870
Pileated Woodpecker	4 (3)	59	0.947 ± 0.051	1.000	0.092 ± 0.220	1.000	0.00 <sup>3</sup>	3.00 ± 0.000

<sup>1</sup> number of nests that were visited to assess nest fate (in parentheses is the number of nests where the number of fledging was known, and therefore could be used to estimate productivity).

<sup>2</sup> Nest success was calculated by raising the daily survival rate to the exponent corresponding to the length of the breeding cycle. It was determined for each species based on the observed breeding cycle (incubation to fledging). Because the sample size was too small for some species it made it difficult to estimate the whole breeding cycle. In such case, we used the average number of days found in the literature. Breeding cycle used for each species; Downy Woodpecker (33 days), Hairy Woodpecker (40 days), Pileated Woodpecker (44 days), Northern Flicker (42 days) and Yellow-bellied Sapsucker (41 days).

<sup>3</sup> Based on one Pileated Woodpecker nest.

Table 1.5. Variables that influence woodpecker nesting abundance in eastern Canadian boreal mixedwood forest (Generalized estimating equation of Poisson distribution with sampling year as a repeated measure). Model A is based on local scale variables, model B on landscape and model C includes variables from model A and B. Models (A, B and C) are compared on the basis of quasiliikelihood information criterion. For all models differences in QIC scores and Akaike weight ( $w_i$ ) are presented.

Model	Variables	QIC	$\Delta$ QIC	$w_i$
Model A	+ <b>Deciduous live (<math>\geq 30</math> cm DBH)</b> , + <b>Deciduous snags (20–30 cm DBH)</b> *	375.5	14.2	0.001
Model B	+ <b>Managed forest landscape</b> *	378.5	17.2	0.001
Model C	+ <b>Deciduous live (<math>\geq 30</math> cm DBH)</b> **, + <b>Deciduous snags (20–30 cm DBH)</b> *, + <b>Managed forest landscape</b> *	361.3	0	0.998

Variables that were significant in the final model are indicated in bold with the sign of the relationship and their significance level; \* Significant ( $\alpha < 0.05$ ) and \*\* Highly significant ( $\alpha < 0.01$ ).

Table 1.6. Selected variables used to model daily nest mortality of woodpecker species (Mayfield logistic regressions)

Species	Scale level	Explanatory variables	Explained Variance (Nagelkerke R <sup>2</sup> )
Yellow-bellied Sapsucker	Nesting tree	No variable	0.20
	Nest site	<b>+ Deciduous live (10-20 cm DBH) *</b>	
	Landscape	No variable	
All other woodpecker species	Nesting tree	No variable	32.0
	Nest site	<b>- Deciduous live (≥30 cm DBH) *</b>	
	Landscape	No variable	

Variables were selected by backward selection, after verifying collinearity between explanatory variables (Appendix 1.1). For clarity, only the significant variables are presented (in bold) with the sign of the relationship and the pseudo R<sup>2</sup>. Their significance level is also represented; \* Significant ( $\alpha < 0.05$ ).

Table 1.7. Selected variables used to model breeding productivity of Yellow-bellied Sapsucker (ordinal logistic model).

Species	Scale level	Explanatory variables	Explained Variance (Nagelkerke $R^2$ )
Yellow-bellied Sapsucker	Nesting tree	No variable	-
	Nest site	- <b>Deciduous snags (20-30 cm DBH) *</b>	10.0
	Landscape	No variable	-

Variables were selected by backward selection, after verifying collinearity between explanatory variables (Appendix 1.1). For clarity, only the significant variables are presented (in bold) with the sign of the relation and the pseudo  $R^2$ . Their significance level is also represented; \* Significant ( $\alpha < 0.05$ ).

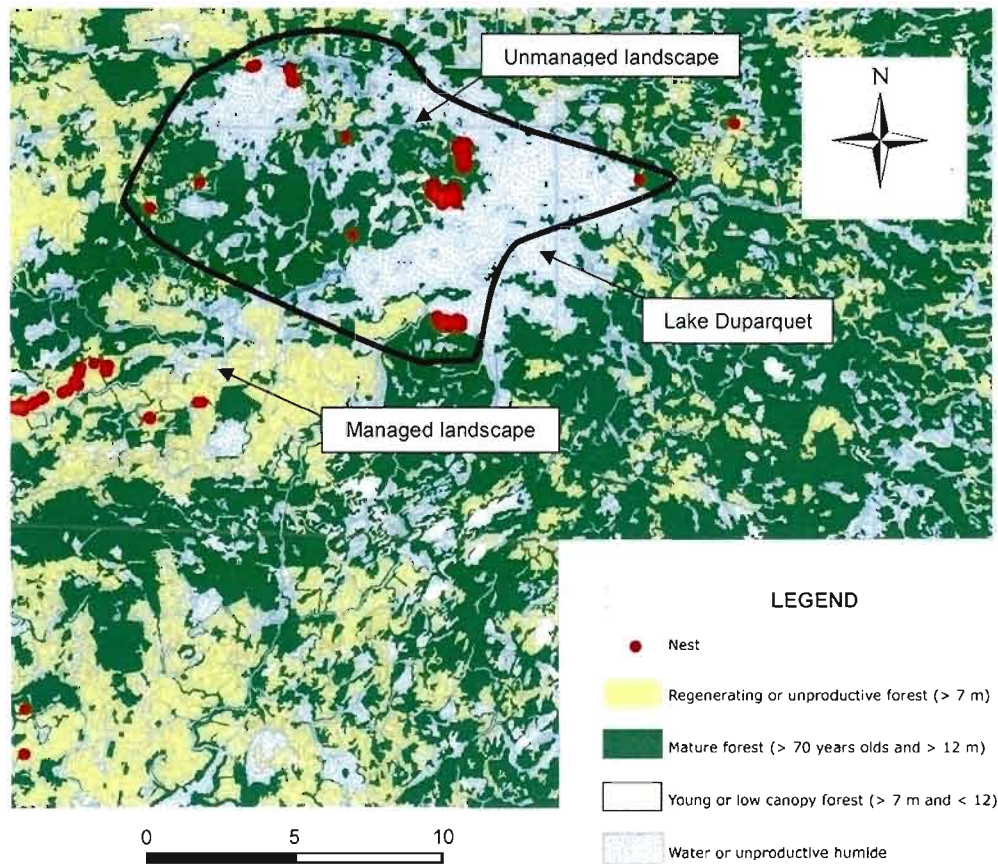


Figure 1.1. Map of the study area showing the nests detected in the two landscapes during the course of this study. The unmanaged forest landscape is located around Lake Duparquet and the managed landscape is located just south. Nests that were classified as being in the unmanaged forest landscape are circled by a black line. All other nests are considered to be in the managed landscape.

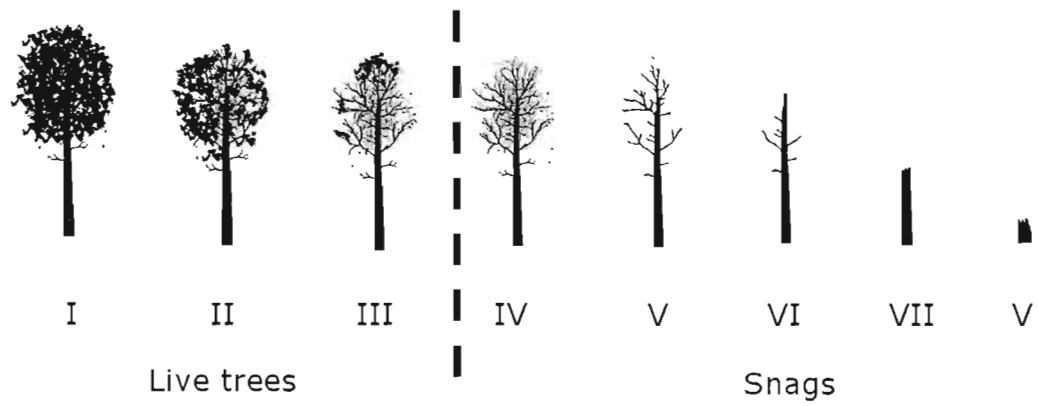


Figure 1.2. Illustration of deterioration stages of live aspen trees and snags, modified from Imbeau and Desrochers (2002b).

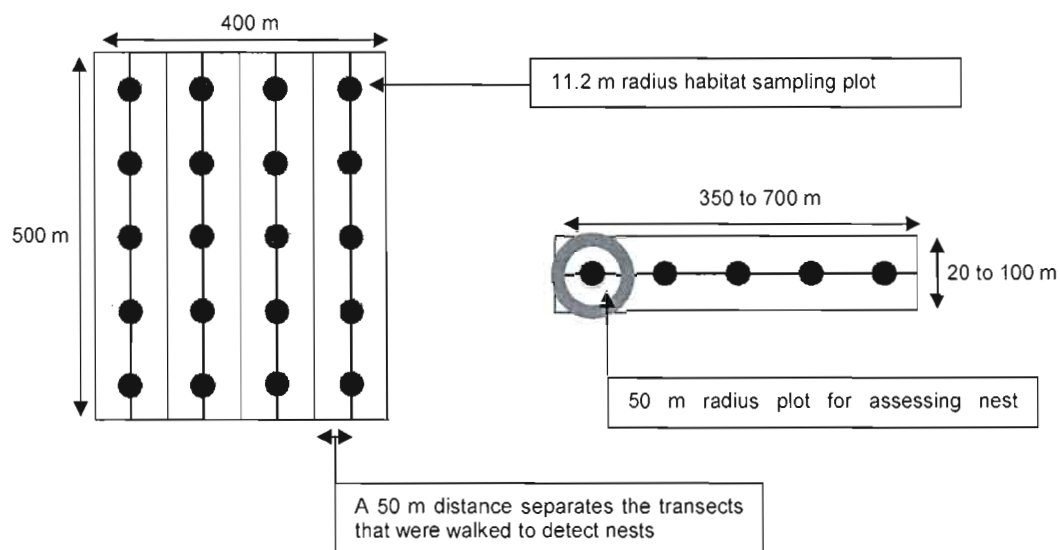


Figure 1.3. Schematic representation of the experimental design. On the left, the 20 ha plots distributed in the unmanaged forest landscape. Note that one of the plots in the unmanaged forest landscape is 24 ha. For this reason, there are 104 habitat sampling plots (11.2 m radius) and nest abundance plots (50 m radius) in UFL and 30 in MFL. On the right, the plots located in residual linear habitats of the managed forest landscape.

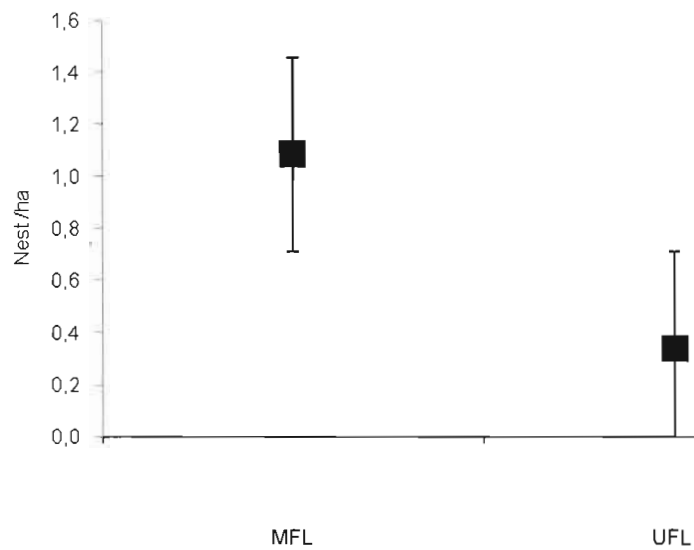


Figure 1.4. Mean nest densities of pooled woodpecker species per hectare of mature aspen dominated forest in 2008-2009 in residual habitats of managed forest landscapes (MFL) and in unmanaged forest landscapes (UFL).



## 1.8 Appendix

Appendix 1.8.1. Results of Spearman correlations of nest site habitat variables used to model breeding parameters for woodpeckers.

	DHP	DEG	BARK	FUNGUS	CAVHEIGHT	DL1020	DL2030	DL≥30	DD1020	DD2030
DBH										
DEG	-0.102									
BARK	0.024	0.590								
FUNGUS	0.091	-0.189	-0.072							
CAVHEIGHT	0.477	-0.338	-0.241	-0.018						
DL1020	-0.073	-0.145	-0.224	0.278	0.078					
DL2030	-0.455	-0.086	-0.172	0.203	-0.147	0.329				
DL≥30	-0.185	-0.103	-0.127	0.039	-0.058	0.0248	0.997			
DD1020	-0.463	-0.073	-0.108	0.027	-0.1342	0.419	0.602	0.162		
DD2030	-0.413	0.109	0.093	-0.146	-0.143	-0.042	0.174	0.151	0.390	
DD≥30	0.354	0.283	0.183	-0.155	0.008	-0.256	-0.465	-0.055	-0.365	-0.084
CL	0.162	-0.338	-0.247	0.199	0.416	0.461	0.175	0.0184	0.172	-0.146
CD	0.107	-0.199	-0.152	0.097	0.085	-0.018	-0.239	-0.036	-0.251	-0.097
OLD1000	0.008	-0.148	-0.167	0.182	0.236	0.412	0.352	-0.080	0.216	-0.054
OLD500	-0.026	-0.193	-0.243	0.127	0.325	0.453	0.396	-0.078	0.321	-0.005
OLD250	0.016	-0.174	-0.163	0.119	0.349	0.485	0.377	-0.096	0.363	-0.010
LANDCON	0.036	0.155	0.188	-0.128	-0.302	-0.533	-0.366	0.064	-0.425	-0.010

	DD≥30	CL	CD	OLD1000	OLD500	OLD250
CL	-0.286					
CD	0.769	<b>0.294</b>				
OLD1000	<b>-0.275</b>	<b>0.418</b>	-0.253			
OLD500	<b>-0.251</b>	<b>0.495</b>	0.246	<b>0.842</b>		
OLD250	<b>-0.186</b>	<b>0.518</b>	-0.481	<b>0.793</b>	<b>0.882</b>	
LANDCON	<b>0.308</b>	<b>-0.529</b>	-0.013	<b>-0.707</b>	<b>-0.833</b>	<b>-0.813</b>

Variables that were significant in the final model are indicated in bold with the sign of the relationship. Acronyms are described in Table 1.1.

## NOTE AU LECTEUR

En forêt boréale mixte du Canada, les picidés sont d'importants producteurs de cavités arboricoles. Celles-ci sont indispensables pour permettre à plusieurs dizaines d'espèces de nicher. Ces dernières espèces sont dépendantes des cavités présentes dans l'habitat puisqu'elles sont incapables d'en excaver elles-mêmes. Depuis quelques années, les scientifiques ont déployé une grande quantité d'énergie pour quantifier la disponibilité des cavités ainsi que leur taux d'utilisation par la faune. Alors que le premier chapitre porte sur la conservation des espèces productrices de cavités, le deuxième chapitre porte sur des stratégies d'échantillonnage permettant de quantifier avec efficacité et précision la disponibilité des cavités et leur taux d'utilisation par la faune.

## CHAPITRE II

### HOW DIRECT INSPECTION OF CAVITIES INCREASES PRECISION IN THE ESTIMATION OF SUITABLE CAVITY ABUNDANCE AND THEIR USE BY CAVITY NESTERS

Ugo Ouellet-Lapointe<sup>1</sup>, Pierre Drapeau<sup>2</sup>, Philippe Cadieux<sup>2</sup> and Louis Imbeau<sup>2</sup>

*<sup>1</sup> Supervision et récolte des données, analyse des résultats et rédaction*

*<sup>2</sup> Révision et aide à la rédaction*

La liste des références citées dans le cadre de ce chapitre se retrouve à la fin du  
mémoire

## 2.1 Résumé

Les cavités arboricoles sont indispensables pour la nidification de plusieurs espèces dans le monde entier. Il est primordial d'évaluer l'abondance des cavités et leur taux d'occupation par des espèces cavicoles pour établir des objectifs de conservation en forêts aménagées. La détection des cavités à partir du sol est la méthode la plus rapide et la moins dispendieuse. Cette technique est toutefois vraisemblablement biaisée puisque certaines cavités ne sont pas visibles du sol et une partie des cavités détectées à partir du sol ne sont pas utilisables par la faune puisqu'elles représentent seulement des trous exempts de chambre. L'inspection directe de l'intérieur des cavités à l'aide d'une caméra fixée sur une perche est probablement plus précise, mais nécessite davantage d'effort. Il existe toutefois peu d'informations sur l'apport de cette technique comparativement au suivi à partir du sol. Cette étude menée en forêt boréale de l'est du Canada a pour objectifs : 1) d'estimer la proportion de trous détectés à partir du sol qui sont des cavités ou « trous utilisables par la faune », et 2) de déterminer la proportion de cavités occupées par une espèce vertébrée qui peut être détectées à partir du sol. Nos résultats révèlent que la densité de trous est un indicateur grossier de la disponibilité de cavités puisque seulement 36 % des trous pouvaient être considérés comme étant des cavités. De surcroît, les excavateurs primaires étaient généralement détectés à partir du sol alors que seulement 48 % des utilisateurs secondaires ont été détectés de cette manière. Nous concluons que l'inspection directe des trous est indispensable pour recueillir des données précises sur la disponibilité des cavités et sur leur taux d'occupation par des utilisateurs secondaires.

Mots-clés : inspection des cavités, densité de cavités, communautés cavicoles, réseau de cavités, faune cavicole, utilisateurs secondaires de cavité, excavateurs primaires de cavité

## 2.2 Abstract

Evaluating the abundance of cavities and the effect of forest management on cavity availability is essential in maintaining nesting habitat for cavity nesters in managed forests. Ground-based survey is the quickest and cheapest survey method but is likely biased because a proportion of potential cavities (tree holes) and occupants may remain undetected whereas a proportion of detected potential cavities may not be usable by animals. In some forest systems uncompleted cavities (tree holes without a chamber) excavated by woodpeckers may lead to an important bias that overestimates suitable cavity abundance (holes with a chamber). We conducted a study on cavity abundance and use in the boreal mixedwood forest of eastern Canada. Our objectives consisted in; 1) estimating the proportion of potential cavities detected by ground observers that could be considered suitable for nesting with direct inspection, and 2) reporting the rates at which different species may be detected with and without direct inspection. We found that the abundance of potential cavities is a coarse indicator of the abundance of suitable cavities as only 36% of the potential cavities were suitable. When inspecting occupied cavities, a greater proportion of primary cavity nesters (93%) than secondary cavity nesters (48%) were detected with ground surveys (without direct inspection). We conclude that ground surveys are likely to overestimate suitable cavities but may either adequately estimate primary excavators or underestimate secondary cavity users. In ecosystems where cavities are mainly generated by woodpeckers, direct observations is, in most cases indispensable to assess with precision cavity availability and occupancy.

Key words: direct inspection, cavity densities, hole-nesting community, nest web monitoring, primary cavity nesters, secondary cavity nesters

### 2.3 Introduction

Cavities are a key component of forest habitats because they are used as breeding sites or refuge by many forest-dwelling species (Bunnell et al. 1999, Martin and Eadie 1999, Aitken and Martin 2007). In recent years, there has been rising awareness on the importance of retaining cavity trees in managed landscapes (Bunnell et al. 1999, Harper et al. 2004, Koch 2008, Cockle et al. 2010). Acquiring knowledge on the abundance of cavities and the effect of forest management on cavity availability is essential to identify ecosystems vulnerable to a nest site shortage for communities of cavity users (Newton 1994). Comparability amongst studies requires consistency in the methods used to evaluate cavity availability.

Ornithologists have evaluated different methods on the basis of their efficiency, cost and accuracy (Harper et al. 2004, Koch 2008). Cavities may be detected by visually inspecting trees and snags from the ground with binoculars to detect potential cavities that appear adequate for nesting (Sedgwick and Knopf 1986, Dobkin et al. 1995, Pattanavibool and Edge 1996). Cavity use may also be detected from the ground by visual or auditory cues or by observing each potential cavity for a given period of time (Martin and Geupel 1993) or by flushing occupants by tapping or scraping at the base of trees containing suitable cavities (Aitken et al. 2002, Dudley and Saab 2003).

To increase precision, potential cavities may be inspected thoroughly by direct inspection through climbing or by using a camera mounted on a telescopic pole (which will be referred to as camera) (Aitken et al. 2002, Martin et al. 2004, Remm 2006, Aitken et Martin 2007, Cockle et al. 2008, Koch 2008). However, these techniques are labour-intensive and time consuming. Furthermore, in some habitats cavities may be in unstable decaying trees or snags that may be hazardous to climb or difficult to survey if cavities are located in the crown on inaccessible branches. Alternatively, ground-based surveys is the quickest and cheapest survey method (Harper et al. 2004, Koch 2008) but is likely biased because a proportion of holes and occupants may remain undetected (source of underestimation) whereas a proportion of detected holes may not be usable by animals (source of overestimation).

Recently methodological studies have focused on the underestimation bias of cavity abundance or density measures generated by ground surveys (Harper et al. 2004, Koch 2008). Difficulties in detecting holes particularly when they are located on branches in the tree canopy have been invoked as a source of error in cavity density estimates (Harper et al. 2004). These studies were mostly undertaken in deciduous forest ecosystems (eucalyptus stands) where cavities are mainly created by wood damage and decay (Harper et al. 2004). In coniferous and boreal forests of the northern hemisphere the majority of holes are located on trunks and are excavated by woodpeckers (Aitken et al. 2002, Martin et al. 2004, Aitken and Martin 2007, Cooke 2009, this study). Woodpeckers may abandon excavation and generate holes with an incomplete chamber which can be considered potential but unsuitable cavities (Hoyt 1957, McClelland 1979, Bull and Meslow 1988, Hooper et al. 1991, Ojeda et al. 2007). Ground-based surveys in forest systems where woodpeckers are the main drivers of cavity formation may lead to a bias that may overestimate cavity abundance and cavity-bearing trees.

In this paper, we use a combination of ground-based surveys and direct observations to quantitatively assess the suitability and use by cavity nesters of cavity-bearing trees in managed and unmanaged boreal forest landscapes. We first estimate the proportion of potential cavities that could be considered suitable for nesting (as determined by inspecting the inside of cavities using a camera). Secondly, we report the rates at which different primary cavity nesters (PCN) and secondary cavity nesters (SCN) are detected with or without direct inspection.

## 2.4 Methods

The study took place in the southern boreal forest of eastern Canada (48°30' N, 79°20' W) in the balsam fir-white birch bioclimatic domain on the clay belt of Quebec and Ontario (Saucier et al. 1998). The region is characterized by clay deposits originating from the proglacial Lake Barlow–Ojibway and by low rocky hills (Vincent and Hardy 1977). Our study sites were located in two landscapes, a continuous unmanaged forest (UFL) on the



conservation zone of Lake Duparquet Research and Teaching Forest and a managed forest located 20 km southwest, that is characterized by large clearcut areas (10-20 years old) mostly dominated by natural deciduous regeneration, clustered over 100 km<sup>2</sup> within which linear residual habitats (MFL) are embedded. Mature forest cover (> 70 years old with trees higher than 12 m) in the managed landscape (MFL) is 27% and 60% in the unmanaged forest landscape (UFL).

To determine cavity availability, a survey was conducted in 2008. Prior knowledge of cavity users in our study area indicated that PCNs' preferred trembling aspen (*Populus tremuloides*) as nesting trees (Nappi 2009). Hence, we carried out the survey in mature forest stands dominated by aspen (>50%) in the UFL and MFL. This survey consisted of 6 transects in MFL and 5 transects in UFL of 20 x 400 m. Transects in both landscapes were conducted in stands originating from wildfires that occurred between 1870 and 1923 (Bergeron 1991, Dansereau and Bergeron 1993). Because UFL stands were generally more heterogeneous in tree species composition, we selected homogenous mature aspen patches similar in vegetation structure and composition to habitats surveyed in MFL (Table 1). Early in spring before tree bud-break had ended, potential cavities were recorded to detect both excavated and non-excavated holes (created by natural decay processes) within 10 m of the line transect that appeared wide enough to be usable for nesting. Transects were visited once by a team of four observers. Observers walked the full length of each transect in pairs starting from opposite ends while visually inspecting all visible sides of trees (DBH > 10 cm) with binoculars. The four observers thus examined each tree from different viewpoints. Given that cavities in these forests were mainly on trunks, a position where detection from the ground is relatively easy, we consider that our ground-based survey approach reduced considerably the likelihood of missing holes. Hence, while some potential cavities may remain undetected, our ground-based estimates of potential cavity abundance may be less biased by missed cavities in our study system than in other forest systems (Harper et al. 2004, Koch 2008, Cockle et al. 2008). All transects were assumed to be independent because they were in different stands and they were at least 400 m apart. All trees with holes were marked with an individually numbered aluminum tag (Martin and Eadie 1999). Holes were subsequently inspected with a TreeTop Peeper camera system (Sandpiper Technologies, Manteca, Calif.). Cameras on

telescopic poles have become increasingly used in protocols to survey cavity nesters (Saab et al. 2004, Aitken and Martin 2007, Huebner and Hurteau 2007, Cockle et al. 2010) this instrument has given ornithologists the means to inspect cavities up to 17 m above ground level (Aitken and Martin 2007) with reduced stress on nesters and observers. When inspected with cameras potential cavities were classified as unsuitable cavities (trial holes, incomplete excavations, hollow trunks, or wound without a chamber) or suitable cavities (holes that had a chamber usable by cavity nesters). We defined a suitable cavity as having an entrance hole diameter of  $>2$  cm and a chamber deep and wide enough to be occupied by a cavity user. While we did not take direct measurements of the depth of the cavities, we assessed if excavated cavities had a completed chamber and if the chamber of natural cavities had an appropriate depth by looking inside the cavity from the lower lip of the entrance to the bottom of the cavity.

In 2008 and 2009, to test cavity users detectability, over 200 suitable cavities were visited between the beginning of June and the beginning of July. Suitable cavities were on cavity-bearing trees identified in previous years, as part of a long term study on the eastern boreal mixedwood nest-web (Drapeau et al. 2009). For each cavity we followed the same protocol to assess the performance of different detection methods. First, we tapped on the base of the tree with a large stick or a hammer and checked for visual or sound cues of activity by observing the cavity entrance and listening for begging for 2-3 minutes (step 1). Second, we visited the cavity with the camera (step 2). The detection method was recorded for each occupied cavity.

The relationship between potential and suitable cavity density along sampled line transects was evaluated with simple linear regression. To compare potential and suitable cavity density along our sampled line transects, we used permutation t-test with 999 replications which does not require normally distributed data. The difference in the proportion of cavities used by PCNs' and SCNs' detected with and without the camera inspection was tested between groups (PCN vs. SCN) using Fisher's exact test of independence. Statistical analyses were performed using R for Windows version 2.10.1 (R Development Core Team 2010).

## 2.5 Results

Effort to detect potential cavities during the ground-based surveys was  $1.33 \pm 0.27$  hours/100 m (mean  $\pm$  SD) (considering 4 observers). A total of 270 holes were detected. We were unable to inspect 12 holes because they were too high ( $>17$  m). Following our definition of a cavity, 98 holes (36%) were considered suitable for use by cavity nesters. Cavities were mostly excavated (88%) as opposed to non-excavated (12%;  $n=95$  cavities with known origin). In the UFL landscape,  $28.25 \pm 9.98$  holes/ha were found but only  $9.75 \pm 3.99$  holes/ha (35%) were suitable cavities whereas in the MFL  $34.03 \pm 13.66$  holes/ha were detected but only  $12.37 \pm 10.50$  holes/ha (36%) were suitable cavities. Although hole densities and cavity densities were higher in the MFL ( $n=6$ ), they did not differ significantly from densities recorded in the UFL landscape ( $n=5$ ) (holes:  $f=0.62$ ,  $P=0.426$ , and cavities:  $f=0.27$ ,  $P=0.675$ ). Overall, cavity density in aspen-dominated stands was 11.2 /ha. Hole density and suitable cavity density were significantly related (adjusted  $R^2=0.76$ ; Fig. 1).

From the 40 mammal and bird species that are considered cavity users in the boreal mixedwood forest of Eastern North America (Martin and Eadie 1999; Darveau and Desrochers 2001), ten were detected (Table 2). Although Black-capped Chickadees and Red-breasted Nuthatches are known to breed in our study area, they were not detected in the course of this study. We compared different detection methods for a total of 52 nests of which 27 were PCN and 25 SCN, mainly Anatidae and Sciuridae, but also one American Kestrel (*Falco sparverius*) and one Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*). When comparing both groups, a significantly higher proportion of PCN (93%) than SCN (48%) were detected without the use of a camera ( $G=13.6$ ,  $P < 0.001$ ).

## 2.6 Discussion

To date, methodological studies on cavity-bearing trees and cavity users have found that ground-based surveys may strongly underestimate the abundance of cavities whereas from only 9 to 47% of holes present on trees can be identified from the ground in temperate forest systems (Harper et al. 2004, Koch 2008). In the Atlantic tropical forest in Argentina, only 19% of holes identified from the ground were suitable cavities when they were subsequently inspected (Cockle et al. 2010). In this case cavities were mostly non-excavated holes that

resulted from wood decay processes.cavities. Our results for holes excavated by woodpeckers indicate that the proportion of cavities (36%) that are suitable is low.

In several forest ecosystems, cavity availability is highly dependent on nesting woodpecker densities and other excavating species (Martin and Eadie 1999; Remm et al. 2006). In our study area 88% of cavities were excavated by woodpeckers which is very similar to the proportion (85%) found in mixed boreal forest of British Columbia (Aitken and Martin 2007). In many habitats, one or two excavating species create the vast majority of cavities (Martin and Eadie 1999; Bednarz et al. 2004; Saab et al. 2004). We found that the Yellow-bellied Sapsucker was the most abundant excavator in both the MFL and UFL landscapes. Many incomplete excavations were attributed to this species. Hence, densities of holes are likely influenced by the propensity of woodpecker species such as the Yellow-bellied Sapsucker to abandon excavations before their completion. Differences between densities of potential cavities based on ground surveys and suitable cavities from direct observation may thus vary from one forest ecosystem to another depending on the relative importance of primary excavator species in the nest web (Martin et al. 2004, Aitken and Martin 2007). Cockle et al. (2010) also show overestimates of suitable cavities for cavities originating from wood decay processes when comparing ground surveys with direct observations in Atlantic tropical forests.

Ground-based surveys in forest systems where woodpeckers are the main drivers of cavity formation may thus highly overestimate the amount of suitable cavities with a complete chamber. Although our study shows that there is a strong relationship between potential (hole) and suitable cavities, the density of holes from ground-based surveys can at best be considered a crude indicator of cavity availability in these habitats given the excavating behaviour of woodpeckers.

The bias in the proportion of holes that are suitable cavities was similar between fragmented (MFL) and continuous unmanaged (UFL) forest landscapes. This may partly be explained by the fact that similar excavator species were using the linear remnant habitats in the managed landscape and that holes as well as suitable cavity availability is consistent in remnants 10 to

20 years after logging. In mixed aspen-conifer forests of British Columbia, Aitken and Martin (2007) reported a suitable cavity density (vertical depth > 1cm) of 12.3 /ha with a similar protocol (ground surveys with subsequent direct inspection). This is very similar to our overall results (11.2 cavities/ha and 12.1 cavities /ha for respectively potential and suitable cavities).

Our ground-based potential cavity survey was exhaustive and time consuming (on average  $1.33 \pm 0.27$  hours/100 m considering 4 observers). Variability can be attributed to differences in the tree density and walking difficulty among transects. In aspen dominated boreal forest, given that trees are relatively small (e.g.; in our study area DBH over 40 cm is uncommon and tree height is under 25 m) cavities mainly occur on the main trunk and may be easier to detect than in other forest cover types. On the other hand, some cavities reported as suitable in this study may in fact be of low quality and therefore not be used, because 1) some cavities may be more exposed to predation, 2) some cavities may offer less potential for thermoregulation.

A greater proportion of PCN than SCN species was detected without direct observation with the camera. This is likely due to differences in behaviour between PCN and SCN species. PCN birds generally excavate new cavities each year; these are easily identified by wood color at the entrance and the presence of wood chips around the base of the tree (Bull 1981). In addition, nestling begging behaviour is generally loud and parents will often be seen at the entrance of the cavity tending the nestlings. In contrast, the SCNs provide fewer clues of their presence and often will not respond to tapping. Precocial birds, such as cavity nesting ducks, may only be detected during the incubation period. Overall, direct observation with the use of a camera greatly increased our capacity to detect SCN species in cavities. This result is thus most likely species-dependent and could likely differ for species that are more active at nest defence or at feeding nestlings. Furthermore, observing the nest for a longer period (20-30 min) would likely yield a higher detection probability for SCN species that leave the nest unattended for long periods.

Although inspecting the inside of cavities results in more precise data (including the timing of breeding, clutch size, number or behaviour as well as the development of nestlings), its use is defined by the trade-offs between the increased effort that it requires in the field and the level of precision required to reach specific research objectives. Our study indicates that in boreal mixedwood forests dominated by aspen, direct inspection of cavities is almost indispensable to evaluate cavity suitability as well as cavity occupancy, particularly for some SCN species (eg; Sciuridae). Ground-based surveys of holes in these ecosystems may provide a crude index of cavity users' activity but it may be risky to evaluate cavity suitability without direct observation. Finally, for several SCN, our results suggest that inspection of cavities is almost mandatory to obtain adequate estimates of cavity use by this specific group of species.

## **2.7 Acknowledgements**

We acknowledge the valuable field assistance of our technicians R. Deschênes and J. Lavoie and of our tireless field assistants S. Bédard, E. Turcotte, S. Morin, R. Brien-Lavergne, C. Paquin, J. Arsenault Hétu, B. Salmon Rivera, and A. Dumas. We also would like to thank A. Nappi, T. Rudolph for stimulating discussions whereas B. Harvey, C-M. Bouchard, S. Légaré, and R. Julien provided logistic support. K. Wiebe and two anonymous reviewers provided several insightful comments on an earlier version of this manuscript. Financial support for this project was provided by the Lake Duparquet Research and Teaching Forest, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). Discovery grants program to P. Drapeau and L. Imbeau respectively, the NSERC-UQAT UQAM Industrial Research Chair in Sustainable Forest Management, TEMBEC forest products company, and the Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), Programme de recherche en équipe (Drapeau and coll.).

Table 2.1. Habitat characteristics of forest stands surveyed to assess cavity abundance in unmanaged (UFL) and managed forest (MFL) landscapes in the boreal mixedwood of eastern Canada.

Landscape	Proportion of aspen	10-25 cm DBH stem/ha	≥25 cm DBH stem/ha
Unmanaged forest landscape (UFL)	55%	623 ± 119	232 ± 42
Linear remnants of a mature forest landscape (MFL)	53%	260 ± 114	234 ± 75

Table 2.2. Proportion of nests detected with and without direct inspection of cavities for primary and secondary cavity nesters in boreal mixedwood forest landscapes of eastern Canada.

Table 2.2. Proportion of nests detected with and without direct inspection of cavities for primary and secondary cavity nesters in boreal mixedwood forest landscapes of eastern Canada.

Species	Common name	N	Without inspection	With inspection	Detection rate without inspection
<b>Primary cavity nesters</b>		27	25	2	93%
<i>Sphyrapicus varius</i>	Yellow-bellied Sapsucker	14	13	1	
<i>Picoides pubescens</i>	Downy Woodpecker	3	3	0	
<i>Colaptes auratus</i>	Northern Flicker	9	8	1	
<i>Dryocopus pileatus</i>	Pileated Woodpecker	1	1	0	
<b>Secondary cavity nesters</b>		25	12	13	48%
<i>Aegolius acadicus</i>	Northern Saw-whet Owl	1	0	1	
<i>Bucephala clangula</i>	Common Goldeneye	7	5	2	
<i>Falco sparverius</i>	American Kestrel	1	1	0	
<i>Glaucomys sabrinus</i>	Northern flying squirrel	7	5	2	
<i>Lophodytes cucullatus</i>	Hooded Merganser	1	0	1	
<i>Sciurus vulgaris</i>	Red squirrel	2	0	2	
	Anatidae sp.	5	1	4	
	Sciuridae sp.	1	0	1	



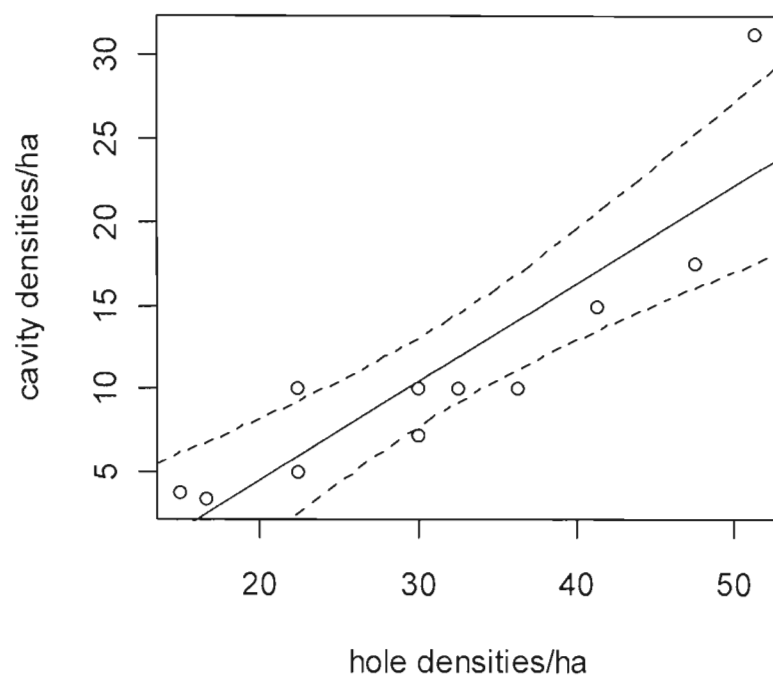


Figure 2.1. Relationship between holes detected and suitable cavities for nesting calculated on 11 independent transects. Regression equation  $y=0.59x-7.37$  [adjusted  $R^2=0.76$ ;  $F_{1,9}=32.59$ ,  $P < 0.001$ ; S.E. of the slope is 0.1035].

## CONCLUSION GÉNÉRALE

### **Rôle fonctionnel des habitats résiduels linéaires dans le maintien des espèces cavicoles**

Les excavateurs sont des espèces clés en raison de l'excavation de cavités qui sont essentielles à la nidification de nombreuses espèces (Bunnell 2000, Aitken et Martin 2007, Ouellet-Lapointe *et al.* 2010) en forêt boréale de l'est du Canada. Les études portant sur la reproduction des espèces d'oiseaux associées aux milieux forestiers sont rares en raison de l'énergie nécessaire à la détection des nids et à leur suivi. Plusieurs auteurs ont toutefois suggéré que les habitats résiduels pouvaient maintenir des picidés nicheurs en paysages aménagés (Darveau *et al.* 1995, Whitaker et Montevecchi 1997).

À notre connaissance, les résultats présentés au premier chapitre constituent une première quant à l'importance des habitats résiduels pour la reproduction des picidés dans des paysages où la récolte a eu lieu il y a plus de 15 ans. Cet âge correspond approximativement à la période où une partie des habitats résiduels (séparateurs de coupe) peut être prélevée en vertu des règlements présentement en vigueur au Québec. Nous y avons détecté des densités de nids élevées et, pour certaines espèces, le succès ainsi que la productivité des nids étaient équivalents à ceux des nids observés en forêt naturelle non aménagée. Les succès de reproduction sont élevés pour les Pics maculés et les Pics mineurs alors que les Pics flamboyants et les Pics chevelus ont un succès de nidification plus faible dans les habitats résiduels. Finalement, la qualité des habitats est influencée par la structure et la composition des tiges. Nous avons préalablement sélectionné des sites matures dominés par le Peuplier faux-tremble, puisque des études ont montré que c'est l'essence la plus importante pour la faune cavicole en forêt boréale (Martin et Eadie 1999, Nappi 2009). Néanmoins, il demeure suffisamment de variabilité dans la composition du couvert forestier des placettes inventoriées pour que la modélisation mette en évidence l'importance des Peupliers faux-

tremble, plus particulièrement ceux de grandes dimensions, principalement pour la densité de nids mais aussi sur le succès de nidification et la productivité des nids.

Globalement, l'étude a permis de détecter 14 espèces cavicoles (excavateurs primaires, excavateurs secondaires et les utilisateurs secondaires) en forêt boréale mixte dominée par les peupliers faux-tremble et de schématiser la structure de la communauté cavicole (Fig. 3.1). On nomme ce schéma réseau de nidification cavicole ou « nest-web » (Martin et Eadie 1999). Des 278 nids considérés, 9 ont été détectés dans les coupes avec rétention d'arbres matures, 88 dans des habitats résiduels d'un paysage aménagé et 181 dans la forêt continue non aménagée. Dans ces habitats, les essences feuillues représentent environ 50% des tiges de plus de 10 cm de diamètre à hauteur de poitrine (Ouellet-Lapointe, données non publiées) pourtant elles seules sont utilisées, particulièrement le peuplier faux-tremble. La figure 3.1 qui présente le réseau de nidification globale (tous habitats confondus) suggère que certaines espèces excavatrices jouent un rôle clé. Le Pic flamboyant excave les cavités utilisées par la Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*), une espèce associée aux milieux ouverts, alors que la grande faune cavicole associée aux milieux forestiers préfère les cavités excavées par le Grand Pic. Quant aux sciuridés ils sont principalement associés aux cavités excavées par le Pic maculé.

À la figure 3.2, on observe le réseau de nidification qui prévaut dans les habitats résiduels uniquement. L'importance du Pic flamboyant y est plus faible puisque le principal utilisateur de ses cavités (Crécerelle d'Amérique) niche uniquement dans les coupes. Toutefois, les autres espèces clés identifiées à la figure précédente demeurent importantes dans cet habitat. On peut en conclure que les habitats résiduels maintiennent un réseau de nidification en paysage aménagé et que les principaux acteurs sont des espèces associés aux milieux forestiers matures.

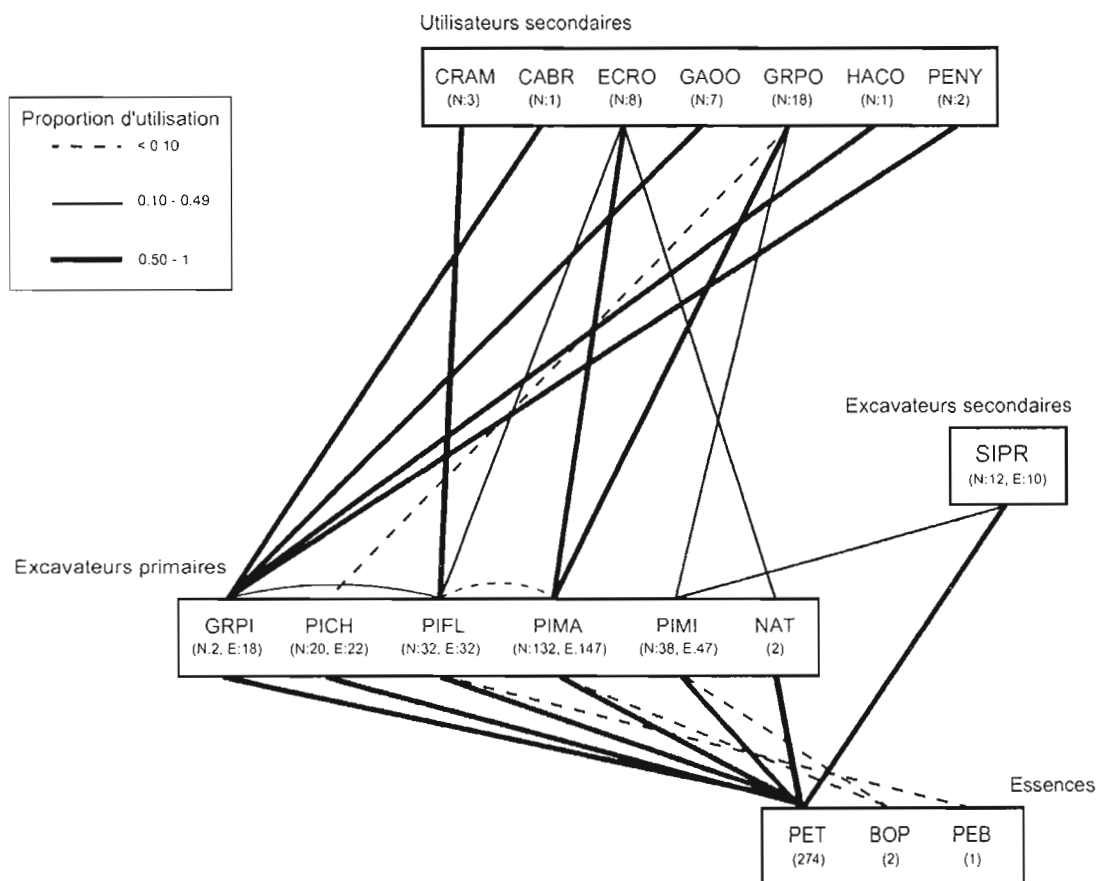


Figure 3.1. Représentation des interactions entre les espèces dépendantes des cavités en forêt boréale mixte dominées par le peuplier faux-tremble dans l'est du Canada. L'épaisseur des liens indique la proportion des essences ou des types de cavité utilisés par les espèces. Pour les excavateurs primaires, N indique le nombre de nids détectés pour l'espèce et E indique le nombre total de cavités de nidification excavées par l'espèce. Les données ont été récoltées entre 2003 et 2009 dans des forêts matures (90 à 120 ans) et dans des coupes avec rétention de tiges matures, dans un paysage aménagé et un paysage non aménagé. Les abréviations pour les espèces cavicoles sont; Crécerelle d'Amérique (CRAM), Canard branchu (CABR), Écureuil roux (ECRO), Garrot à œil d'or (GAOO), Grand Pic (GRPI), Grand polatouche (GRPO), Pic chevelu (PICH), Pic flamboyant (PIFL), Pic maculé (PIMA), Pic mineur (PIMI), Sittelle à poitrine rousse (SIPR). Les abréviations pour les essences sont; Bouleau à papier (BOP), Peuplier faux-trembles (PET), Peuplier baumier (PEB). Finalement, NAT fait référence aux cavités issues de la dégradation du bois.

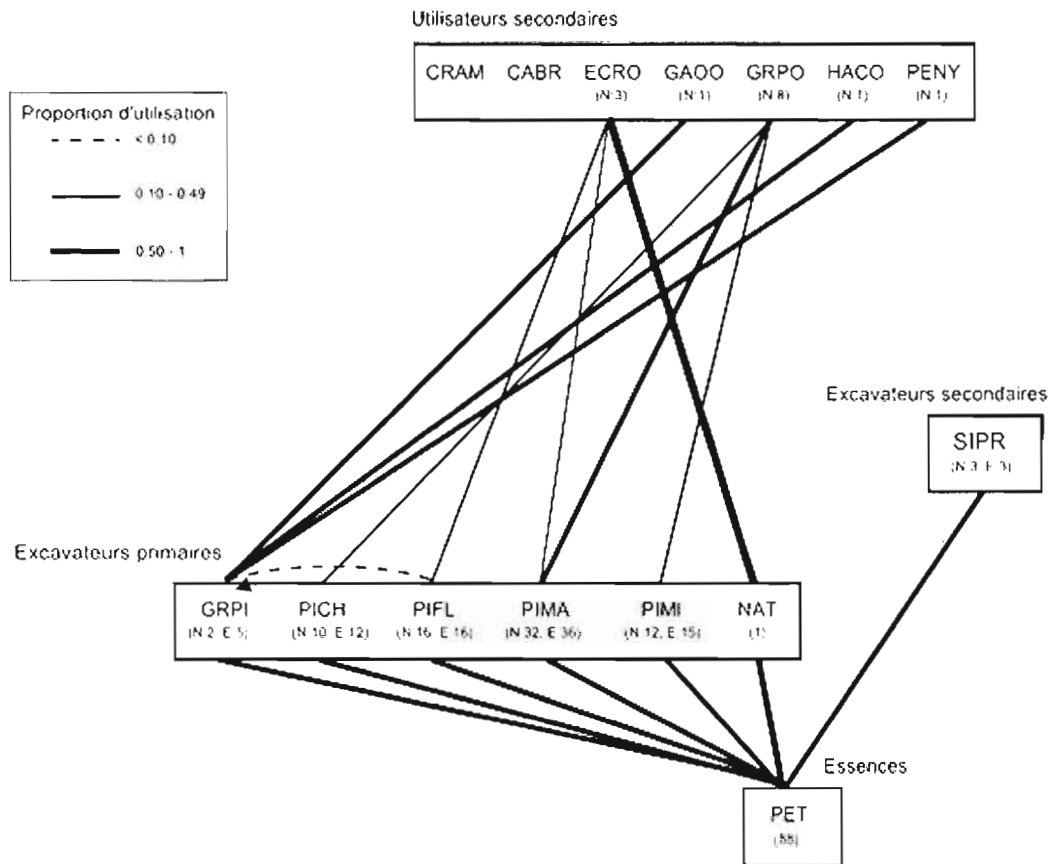


Figure 3.2. Représentation des interactions entre les espèces dépendantes des cavités en forêt boréale mixte dominées par le peuplier faux-tremble dans l'est du Canada. L'épaisseur des liens indique la proportion des essences ou des types de cavité utilisés par les espèces. Pour les excavateurs primaires, N indique le nombre de nids détectés pour l'espèce et E indique le nombre total de cavités de nidification excavées par l'espèce. Les données ont été récoltées en 2008 et 2009 dans des forêts matures résiduelles (90 ans) dans un paysage aménagé. Les abréviations pour les espèces cavicoles sont; Crécerelle d'Amérique (CRAM), Canard branchu (CABR), Écureuil roux (ECRO), Garrot à œil d'or (GAOO), Grand Pic (GRPI), Grand polatouche (GRPO), Pic chevelu (PICH), Pic flamboyant (PIFL), Pic maculé (PIMA), Pic mineur (PIMI), Sittelle à poitrine rousse (SIPR). Les abréviations pour les essences sont; Bouleau à papier (BOP), Peuplier faux-trembles (PET), Peuplier baumier (PEB). Finalement, NAT fait référence aux cavités issues de la dégradation du bois.

### **Inspection directe des cavités dans l'échantillonnage de la faune cavicole arboricole**

Durant la dernière décennie, beaucoup d'efforts ont été déployé pour étudier les réseaux de nidification des communautés cavicoles (Martin et Eadie 1999, Drapeau *et al.* 2009, Hannon *et al.* 2009, Cockle *et al.* 2010). À cet effet, l'inspection directe de la cavité avec une caméra fixée sur une perche télescopique est couramment employée (Ouchley *et al.* 1994; Aitken et Martin 2007; Huebner et Hurteau 2007). Nous avons élaboré un protocole pour déterminer l'apport de cette technique comparativement au suivi à partir du sol sans inspection des cavités à l'aide d'une caméra (Aitken *et al.* 2002; Dudley et Saab 2003).

Nos résultats indiquent que l'inspection directe est essentielle pour récolter des données précises quant à la disponibilité des cavités et pour évaluer leur taux d'occupation. Plus spécifiquement, dans le cas des utilisateurs secondaires de cavité, nous déconseillons de comparer les taux d'occupation des cavités documentés, quand les méthodes de détection utilisées diffèrent. En contrepartie, l'inventaire à partir du sol permet de récolter un indice grossier de la disponibilité de cavités et permet de détecter les cavités occupées par des picidés. Il est donc primordial d'établir les objectifs de recherche avant de choisir la méthode d'inventaire. Le choix dépend du niveau de précision recherché et de la quantité d'effort qui pourra être déployée.

### **Limites de l'étude**

Dans le cadre de cette étude, nous avons échantillonné un nombre limité de milieux forestiers dispersés dans les habitats résiduels ou encore dans la forêt continue non aménagée. Les habitats échantillonnés sont des habitats matures dominés par le Peuplier faux-trembles, ils ne sont toutefois pas représentatifs de la diversité inhérente à la mosaïque forestière de l'aire d'étude. Certaines espèces sont faiblement représentées dans notre échantillon, notamment le Grand Pic dont le domaine vital est de grande dimension (Bull 1981) et qui est retrouvé en faible abondance. De surcroît, plusieurs incertitudes n'ont pas été abordées dans le cadre de ce travail; entre autres, l'utilisation des habitats résiduels résineux par les Pics boréaux ou encore le taux d'utilisation des cavités par les utilisateurs secondaires. À l'instar de Hannon (2009), nous suggérons que les recommandations qui découlent de nos travaux soient appliquées dans un contexte d'aménagement adaptatif.

### Conséquences pour l'aménagement forestier

Les résultats de cette étude fournissent des connaissances permettant d'orienter l'établissement de normes d'intervention en territoire forestier basées sur le concept du filtre grossier et ayant pour but le maintien de la diversité biologique des secteurs forestiers aménagés. La stratégie envisagée vise à amoindrir l'effet des aménagements sur la biodiversité en préservant la variabilité naturelle inhérente à la dynamique des perturbations naturelles dans le but de minimiser les écarts entre les paysages aménagés et naturels (Gauthier *et al.* 2008). La vaste majorité des biomes boréaux ont déjà été profondément modifiés par les aménagements forestiers du passé. Conséquemment, il est primordial de déterminer l'impact de ces transformations sur la diversité biologique (Gauthier *et al.* 2008) et d'intégrer les nouvelles connaissances dans nos stratégies d'aménagement.

À la lumière de nos résultats et à l'instar d'autres auteurs, nous recommandons de laisser davantage de variabilité dans la structure et la composition forestière des habitats résiduels. En particulier, il serait nécessaire d'augmenter la rétention d'arbres vivants et morts de grandes dimensions (Darveau *et al.* 1995, Vaillancourt 2007). Les habitats de haute qualité que sont les forêts pionnières matures dominée par le Peuplier faux-tremble de fortes dimensions, ont une importance accrue et un rôle crucial dans le paysage. Il serait important d'instaurer des dispositions assurant que ces attributs soient maintenus dans les paysages aménagés. La récolte totale ou partielle des habitats résiduels linéaires pourrait avoir des effets néfastes sur l'occupation du territoire par des espèces cavicoles (Clarke 2009). Pour cette raison, ces habitats constituent d'importants refuges pour la faune et devraient être maintenus de façon permanente dans les paysages aménagés en coupes agglomérées.

Les habitats linéaires existent naturellement, notamment dans les écotones le long des cours d'eau et des plans d'eau. Toutefois, les habitats linéaires résiduels étudiés dans le contexte de la présente étude sont essentiellement des artéfacts d'un aménagement forestier du passé récent. À l'avenir une approche d'aménagement forestier écosystémique devra être mise en application, en s'inspirant des processus et patrons de la dynamique naturelle. Alors que les perturbations naturelles engendrent divers niveaux de rétention, quels types de rétention sont susceptibles d'être plus adéquats pour la conservation de la diversité biologique? Nos

résultats indiquent que la rétention d'habitats résiduels de haute qualité permettrait de maintenir des espèces considérées sensibles aux perturbations anthropiques.

### Travaux futurs

L'assouplissement des réglementations dans le cadre de la nouvelle *loi sur l'aménagement durable du territoire* forestier pourrait permettre d'augmenter la rétention d'arbres de grande dimension à l'intérieur des parterres de coupe. Cette rétention augmentera la disponibilité du substrat de nidification et d'alimentation pour les picidés. Pour certaines espèces, l'habitat pourrait être propice à la nidification. Dans le but d'augmenter l'intérêt faunique de ces habitats, il faut déterminer le niveau d'utilisation des arbres résiduels dans les coupes par la faune ainsi que la distribution de la rétention (ex. îlots ou arbres dispersés) qui est la plus avantageuse.

À l'instar des habitats résiduels du biome boréal, ceux des régions agricoles hautement fragmentées du sud du Québec demeurent peu étudiés. Les recherches ont montré une augmentation de l'abondance des prédateurs et d'une espèce parasite (vacher à tête brune). Pour les oiseaux qui nichent dans des nids ouverts, ces éléments contribuent à une diminution notable du succès de nidification (Dufault 2007). À notre connaissance, aucune étude menée en Amérique du Nord n'a traité de l'importance de ces habitats pour le maintien des communautés cavicoles, qui sont moins vulnérables à la prédation et au parasitisme. En Europe, une étude menée sur le Pic noir (*Dryocopus martius*) a montré que cette espèce maintient un succès élevé dans les habitats résiduels des paysages agricoles (Tjerberg *et al.* 1993). Au Québec, ces habitats constituent généralement une rétention permanente; toutefois, une meilleure connaissance de leur utilisation, notamment de l'importance des arbres morts, pourrait ultimement permettre de mieux prévoir leur aménagement et leur mise en place.

Nos résultats révèlent que les picidés excavent des cavités dans les habitats résiduels. Il serait intéressant de documenter le taux d'utilisation de ces cavités par les utilisateurs secondaires et d'augmenter le niveau de connaissance concernant leur qualité en tant qu'habitat de reproduction pour ces espèces. Par ailleurs, nous avons documenté l'importance des habitats résiduels au moment où ils peuvent être prélevés, soit environ 15 à 20 ans après coupe. Les arbres issus de la régénération naturelle et des plantations dans les parterres de coupe sont



adéquats pour l'excavation de cavités des dizaines d'années plus tard. Il devient donc pertinent de documenter les changements au sein des habitats résiduels et des parterres de coupes en régénération à plus long terme et d'étendre ce suivi à un plus large spectre d'espèces végétales et animales. En outre, il permettrait de mieux documenter l'évolution du rôle fonctionnel de ces habitats et, potentiellement d'identifier; 1) une période où le prélèvement des séparateurs de coupe aurait un impact moindre sur la faune, et 2) un seuil critique en termes de proportion des tiges qui pourraient être prélevées sans effets néfastes sur la faune et la flore.

En matière de structure des communautés, nos travaux ont permis d'établir le portrait des interactions entre les espèces à travers le concept du « *nest web* ». La comparaison visuelle de la structure du réseau de nidification des habitats permet de déterminer les espèces clés au sein de la communauté. Il n'existe toutefois pas de méthode statistique pour établir une comparaison empirique entre deux ou plusieurs réseaux. Cette comparaison est fondamentale à la progression du cadre théorique qu'est le « *nest web* », car elle permettrait de quantifier les différences au sein des communautés.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Aebischer, N.J. 1999. Multi-way comparisons and generalized linear models of nest success: extensions of the Mayfield method. *Bird study*. 46, 22-31.
- Aitken, K.E.H. et K. Martin. 2004. Nest cavity availability and selection in aspen-conifer groves in a grassland landscape. *Canadian Journal of Forest Research*. 34 [10], 2099-2109.
- Aitken, K.E.H. et K. Martin. 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of Ornithology*. 148, 425-434.
- Aitken, K.E.H., K.L. Wiebe et K. Martin. 2002. Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting community in interior British Columbia. *The Auk*. 119 [2], 391-402.
- Alberta Ministry of Sustainable Resource Development. 2009. *Forests Act*. Government of Alberta. (chap. F-22 RSA ).
- Aldrich, J.W. et R.W. Coffin. 1979. Breeding bird populations from forest to suburbia after thirty-seven years. *American Birds*. 34, 3-7.
- Allison, P.D. 1999. *Logistic Regression Using the SAS System: Theory and Application*. SAS Institute Inc. Cary, NC. 299 p.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of a suitable habitat: a review. *Oikos*. 71, 355-366.
- Aubry, K. et C. Raley. 2002. The Pileated Woodpecker as a keystone species. *USDA Forest Service. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-181*: 257-274 p.
- Bayne, E.M. et K.A. Hobson. 1998. The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Zoology*. 76, 62-69.
- Bednarz, J.C., D. Ripper et P.M. Radley. 2004. Emerging concepts and research directions in the study of cavity-nesting birds: keystone ecological processes. *The Condor*. 106 [1], 1-4.

- Bennett, A.F. 2003. Linkages in the Landscape: The role of corridors and connectivity in Wildlife conservation. IUCN Publications Services. Gland. 254 p.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on the boreal forest fire regimes. *Ecology*. 72 [6], 1980-1992.
- Bergeron, Y., A. Bouchard, P. Gangloff et C. Camiré. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébertcourt et de Roquemaure. *Études écologiques* 9. Université Laval. Québec. 169 p.
- Bergeron, Y. et P. Drapeau. 2001. L'importance des forêts surannées et anciennes dans le maintien de la biodiversité en forêt boréale abitibienne. Ministère des Ressources Naturelles. 172 p.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort et D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*. 31 [3], 384-391.
- Betts, M.G. et M.-A. Villard. 2009. Landscape thresholds in species occurrence as quantitative targets for forest management: generality in space and time? Dans *Setting Conservation Targets for Managed Forest Landscapes*. Villard M.-A. Cambridge University Press.
- Blakely, T.J., P.G. Jellyman, R.J. Holdaway, L. Young, B. Burrows, P. Duncan, D. Thirkettle, J. Simpson, R.M. Ewers et R.K. Didham. 2008. The abundance, distribution and structural characteristics of tree-holes in *Nothofagus* forest, New Zealand. *Austral Ecology*. 33, 963-974.
- Blanc, L. et J. Walters. 2007. Cavity-nesting community webs as predictive tools: where do we go from here? *Journal of Ornithology*. 148, 417-423.
- Blanc, L.A. 2007. Experimental study of an avian cavity-nesting community: nest webs, nesting ecology, and interspecific interactions. Virginia Polytechnic institute and State University, Blacksburg. 158 p.
- Bock, C.E.J., Z.F. 2004. Avian habitat evaluation: should counting birds count? *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2 [8], 403-410.
- Bonar, R.L. 2001. Pileated Woodpecker habitat ecology in the Alerta foothills. Ph.D. Thesis. University of Alberta. 75 p.
- Brewer, R. 1963. Ecological and reproductive relationships of Black-capped and Carolina chickadees. *The Auk*. 80, 9-47.
- Brewster, W. 1876. The Yellow-bellied Woodpecker (*Sphyrapicus varius*). *Nuttall Ornithological Club Bulletin*. 1, 63-70.

- British Columbia Forest Service. 2003. Forest Management Act. Government of British Columbia.
- Brotons, L., M. Mönkönen, E. Huhta, A. Nikula et A. Rajasärkkä. 2003. Effects of landscape structure and forest reserve location on old-growth forest bird species in Northern Finland. *Landscape Ecology*. 18, 377-393.
- Brush, T. 1983. Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *The Condor*. 85 [4], 461-466.
- Bull, E.L. 1981. Indirect estimates of abundance of birds Estimating numbers of terrestrial birds. Ralph C.J. et J.M. Scott. *Studies in Avian Biology*. Cooper Ornithological Society. 6, 76-80 p.
- Bull, E.L. 1987. Ecology of the Pileated Woodpecker in northeast Oregon. *Journal of Wildlife Management*. 51, 472-481.
- Bull, E.L., et E. C. Meslow. 1988. Breeding Biology of the Pileated Woodpecker-Management Implications. USDA Forest Service. Pacific Northwest Research Station. Research Note PNW-RN-474. 8 p.
- Bull, E.L., T.R. Torgersen, A.K. Blumton, C.M. McKenzie et D.S. Wyland. 1995. Treatment of an old-growth stand and its effects on birds, ants, and large woody debris: A case study. Forest Service general technical report. 18 p.
- Bunnell, F.L., L.L. Kremsater et E. Wind. 1999. Managing to sustain vertebrate richness in forests of the Pacific Northwest: relationships within stands. *Environmental Review*. 7, 97-146.
- Bunnell, F.L., E. Wind et R. Wells. 2002. Dying and Dead Hardwoods: Their Implications to Management. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-181. 695-716.
- Calef, R.T. 1953. Ecological analysis of the flora and vertebrate fauna of Funks Forest Natural Area. M.Sc. Thesis. University of Illinois, Chigaco. 85 p.
- Carlson, A., U. Sandstrom et K. Olsson. 1998. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. *Ardea*. 86, 109-119.
- Carriger, H.W. et G. Wells. 1919. Nesting of the northern Pileated Woodpecker. *The Condor*. 21 [4], 153-156.
- Cockle, K., K. Martin et K. Wiebe. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornitologia Neotropical*. 19, 269-278.

- Cockle, K., K. Martin et M. C. Drever. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biological Conservation* 143 [11], 2851-2857.
- Conner, R.N. 1980. Foraging habitats of woodpeckers in southwestern Virginia. *Journal Field Ornithology*. 51 [2], 119-127.
- Conner, R.N. et C.S. Adkisson. 1977. Principals components of woodpecker nesting habitat. *The Wilson Bulletin*. 89 [1], 122-129.
- Conner, R.N., R.G. Hooper et H.S. Crawford. 1975. Woodpeckers nesting habitat in cut and uncut woodlands in Virginia. *Journal of Wildlife Management*. 39 [1], 144-150.
- Conner, R.N., O.K. Miller et C.S. Adkisson. 1976. Woodpecker dependence on trees infected by fungal heart rots. *The Wilson Bulletin*. 88 [4], 575-581.
- Conner, R.N., D.C. Rudolph et J.R. Walters. 2001. *The Red-cockaded Woodpecker: surviving in a fire-maintained ecosystem*. University of Texas Press, Austin. 365 p.
- Cyr, A. 1974. L'avifaune nicheuse de deux types d'associations forestière dans la zone du nouvel aéroport international de Montréal à Mirabel. M.Sc. Thesis. University of Montreal, Quebec. 237 p.
- Cyr, D., Y. Bergeron, S. Gauthier et C. Carcaillet. 2009. Forest management is driving the eastern part of North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7, 519-524.
- Daily, G.C., P.R. Ehrlich et N.M. Haddad. 1993. Double keystone bird in a keystone species complex. *Ecology*. 90 [2], 592-594.
- Dansereau, P.-R. et Y. Bergeron. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 23 [1], 25-32.
- Darveau, M. et A. Desrochers. 2001. Le bois mort et la faune vertébrée: État des connaissances au Québec. Ministère des Ressources Naturelles, Direction de l'environnement forestier, Quebec. 37 p.
- Debinski, D.M. et R.D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*. 14 [2], 342-355.
- Deng, W.-H. et W. Gao. 2005. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. *Biological Conservation*. 126 [3], 363-370.
- Desrochers, A. et S.J. Hannon. 1997. Gap crossing decisions by dispersing songbirds. *Conservation Biology*. 11 [5], 1204-1210.

- Dickson, J.G., R.N. Conner, R.R. Fleet, J.C. Kroll et J.A. Jackson. 1978. The role of insectivorous birds in forest ecosystems: proceedings of the symposium. 269-281.
- Dobkin, D.S., A.C. Rich, J.A. Pretare et W.H. Pyle. 1995 Nest-site relationship among cavity-nesting birds of riparian and snowpocket aspen woodlands in the northwestern Great Basin. *The Condor*. 97, 694-707.
- Donovan, T.M., P.W. Jones, E.M. Annand et F.R. Thopson. 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology*. 78, 2064-2075.
- Doyon, F., D. Gagnon et J.-F. Giroux. 2005. Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a southwestern Quebec northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*. 209, 101-115.
- Dominique, D. 2007. Enclave forestière décidues en matrices agricole et activité reproductrice d'une espèce aviaire sensible aux conditions d'intérieur de forêt. M.Sc. Thesis. Université du Québec à Montréal, Montréal.
- Drapeau, P., A. Leduc, J.F. Giroux, J.P.L. Savard, Y. Bergeron et W.K. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs*. 70 [3], 423-444.
- Drapeau, P., A. Leduc, D.D. Kneeshaw et S. Gauthier. 2009b. An Adaptive Framework for Monitoring Ecosystem Management in the Boreal Black Spruce Forest. Dans *Ecosystem management in the boreal forest*. Gauthier S., M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpre, D.D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron. Les Presses de l'Université du Québec. Montréal. p. 343-372.
- Drapeau, P., A. Nappi, J. Giroux, A. Leduc et J. Savard. 2002. Distribution Patterns of Birds Associated with Snags in Natural and Managed Eastern Boreal Forests. USDA Forest Service. Gen Tech. Rep. PSW-GTR-181. p. 193-205.
- Drapeau, P., A. Nappi, L. Imbeau et M. Saint-Germain. 2009. Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *The Forestry Chronicle*. 85 [2], 227-234.
- Dudley, J. et Saab, V. 2003. A field protocol to monitor cavity-nesting birds. Res. Pap. RMRS-RP-44. USDA Forest Service. Rocky Mountain Research Station, Fort Collins: 16 p.
- Eberhardt, L.S. 2000. Use and selection of sap trees by Yellow-bellied Sapsuckers. *The Auk*. 117. [1], 41-51.
- Elchuck, C.L. et K.L. Wiebe. 2003. Home-range size of Northern Flickers (*Colaptes auratus*) in relation to habitat and parental attributes. *Canadian Journal of Zoology*. 81, 954-961.

- Ferron, J. et H.M. St-Laurent. 2005. L'importance de la forêt résiduelle pour conserver les communautés fauniques dans des paysages boréaux perturbés par la coupe forestière. *Vertigo*. 1-8.
- Fisher, R.J. et K.L. Wiebe. 2006. Nest site attributes and temporal patterns of Northern Flicker nest loss: effects of predation and competition. *Oecologia*. 147, 744-753.
- Flack, J.A.D. 1976. Bird populations of aspen forests in western North America. *Ornithological Monographs*. 19, 1-97.
- Flemming, S.P., G.L. Holloway, E.J. Watts et P.S. Lawrance. 1999. Characteristics of foraging trees selected by Pileated Woodpeckers in New Brunswick. *Journal of Wildlife Management*. 63, 461-469.
- Fort, K.T. et K.A. Otter. 2004. Effects of habitat disturbance on reproduction in Black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) in northern British-Colombia. *The Auk*. 121 [4], 1070-1080.
- Gagné, C. 2006. La répartition spatiale des coupes forestières et ses effets sur la distribution et le comportement alimentaire des oiseaux excavateurs. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Montréal. 81 p.
- Gareau, P. 2005. Approches de gestion durable et démocratique des forêts dans le monde. *Vertigo*. 6 [2], 1-7.
- Gasse, A. 2007. Habitat use, cavity tree selection, and relationships between primary and secondary cavity nesting birds in boreal mixedwood forests of eastern Canada. M.Sc. Thesis. Université du Québec à Montréal, Montreal. 88 p.
- Guénette, J.-S. et M.-A. Villard. 2005. Thresholds in forest bird response to habitat alteration as quantitative targets for conservation. *Conservation Biology* 19, 1168-1180.
- Gunn, J.S. et J.M.I. Hagan. 2000. Woodpecker abundance and tree use in uneven-aged managed, and unmanaged, forests in northern Maine. *Forest Ecology and Management*. 126, 1-12.
- Gutzwiller, K.J. et S.H. Anderson. 1987. Multiscale associations between cavity-nesting birds and features of Wyoming streamside woodlands. *The Condor*. 89 [3 ], 534-548.
- Gysel, L.W. 1961. An ecological study of tree cavities and ground burrows in forest stands. *The Journal of Wildlife Management*. 25 [1], 12-20.
- Haapanen, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. *Annales Zoologici Fennici*. 15, 153-196.

- Haney, J.C. 1999. Hierarchical comparisons of breeding birds in old-growth conifer-hardwood forest on the Appalachian Plateau. *Wilson Ornithological Society*. 111 [1], 89-99.
- Hannon, S.J. et F.K.A. Schmiegelow. 2002. Corridors may not improve the conservation value of small reserves for most boreal birds. *Ecological Applications*. 12 [5], 1457-1468.
- Hannon, S.J., H. Clarke, S. Song et H. Cooke. 2009. Impacts of partial harvest of riparian buffer strips on cavity and bark-nesting birds in boreal mixedwood forest. *SFM Network Research Note Series*. 54, 6 p.
- Hansen, A.J., W.C. McComb, R. Vega, M.G. Raphael et M. Hunter. 1995. Bird habitat relationships in natural and managed forests in the west cascades of Oregon. *Ecological Applications*. 5, 555-569.
- Harper, M.J., M.A. McCarthy, R. van der Ree et J.C. Fox. 2004. Overcoming bias in ground-based surveys of hollow bearing trees using double-sampling. *Forest Ecology and Management*. 190, 291-300.
- Harrison, H.H. 1975. *Peterson Field Guide: Eastern Birds' Nests*. Houghton Mifflin Company. Boston. 257 p.
- Hazler, K.R. 2004. Mayfield Logistic Regression: A Practical Approach for Analysis of Nest Survival. *The Auk*. 121 [3], 707-716.
- Hensler, G.L. et J.D. Nichols. 1981. The Mayfield method of estimating nesting success: A model, estimators and simulation results. *The Wilson Bulletin*. 93 [1], 42-53.
- Hesterberg, T., D.S. Moore, S. Monaghan, A. Clipson et R. Epstein. 2005. Bootstrap Methods and Permutation Tests. Dans *Introduction to the Practice of Statistics*. Moore D.S. & G.P. McCabe. W.H. Freeman & Company; 5<sup>th</sup> edition. p. 820.
- Holt, R.F. 1997. Habitat selection, demography and conservation implications for cavity-nesting community in a managed landscape. Ph.D. Thesis. University of Toronto. 87 p.
- Holt, R.F. et K. Martin. 1997. Landscape modification and patch selection: the demography of two secondary cavity nesters colonizing clearcuts. *The Auk*. 114 [3], 443-455.
- Hooge, P.N., M.T. Stanback et W.D. Koenig. 1999. Nest-site selection in the Acorn Woodpecker. *The Auk*. 116 [1], 45-54.
- Hooper, R. G., D. L. Krusac, D. L. Carlson. 1991. An Increase in a Population of Red-Cockaded Woodpecker. *Wildlife Society Bulletin*. 19, 277-286.



- Howell, T.R. 1952. Natural history and differentiation in the Yellow-bellied Sapsucker. *The Condor*. 54, 237-279.
- Hoyt, J.S. 1957. Ecology of the Pileated Woodpecker. *Ecology*. 38 [2], 246-256.
- Huebner, D.P. et S.R. Hurteau. 2007. An economical wireless cavity-nest viewer. *Journal of Field Ornithology*. 78 [1], 87-92.
- Hutto, R.L. et S.M. Gallo. 2006. The effects of postfire salvage logging on cavity-nesting birds. *The Cooper Ornithological Society*. 108, 817-831.
- Imbeau, L. et A. Desrochers. 2002a. Area sensitivity and edge avoidance: the case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest. *Forest Ecology and Management*. 164, 249-256.
- Imbeau, L. et A. Desrochers. 2002b. Foraging ecology and use of drumming trees by Three-toed Woodpeckers. *The Journal of Wildlife Management*. 66 [1], 222-231.
- Imbeau, L., Mönkkönen, M. et A. Desrochers. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* 15 [4], 1151-1162.
- Imbeau, L., J.-P.L. Savard et R. Gagnon. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology*. 77 [12], 1850-1860.
- Ingold, D.J. 1994. Nest-site characteristics of Red-bellied and Red-headed Woodpeckers and Northern Flickers in east-central Ohio. *Ohio Journal of Science*. 94 [1], 2-7.
- Jackman, S.M. 1975. Woodpeckers of the Pacific Northwest: Their characteristics and their role in the forests. M.Sc. Thesis. Oregon State University. 147 p.
- Jackson, J.A. et B.J.S. Jackson. 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *The Condor*. 106 [1], 37-49.
- Johnson, D.H. 1979. Estimating nest success: The Mayfield method and an alternative. *The Auk*. 96 [4], 651-661.
- Jokimäki, J. et E. Huhta. 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: a multi-scale approach. *Ornis Fennica*. 73, 97-113.
- Kilham, L. 1971. Preference for nesting in fomes-infected aspens and nest hole interrelations with flying squirrels, raccoons and other animals. *The Wilson Bulletin*. 83 [2], 169-171.

- Kilham, L. 1974. Early breeding season behavior of Downy Woodpeckers. *The Wilson Bulletin*. 86 [4], 407-418.
- Klimkiewicz, M.K. et J.K. Solem. 1978. The breeding bird atlas of Montgomery and Howard Counties, Maryland. *Maryland Birdlife*. 34, 3-39.
- Koch, A. 2008. Errors associated with two methods of assessing tree hollow occurrence and abundance in *Eucalyptus Obliqua* Forest, Tasmania. *Forest Ecology and Management*. 255 [3-4], 674-685.
- Koivula, M.J. et F.K.A. Schmiegelow. 2007. Boreal woodpecker assemblages in recently burned forested landscapes in Alberta, Canada: effects of post-fire harvesting and burn severity. *Forest Ecology and Management*. 242 [2-3], 606-618.
- Kouki, J. et A. Vaananen. 2000. Impoverishment of resident old-growth forest bird assemblages along an isolation gradient of protected areas in eastern Finland. *Ornis Fennica*. 77, 145-154.
- Laudenslayer, W.F. 2002. Cavity-nesting bird use of snags in eastside Pine forests of northern California. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-181.
- Li, P. et T.E. Martin. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *The Auk*. 108, 405-418.
- Lloyd, J.D. et J.J. Tewksbury. 2007. Analyzing avian nest survival in forests and grasslands: a comparison of the Mayfield and logistic-exposure methods. *Studies in Avian Biology*. 34, 96-104.
- Loeb, S.C. 1993. Use and selection of Red-Cockaded Woodpecker cavities by Southern Flying Squirrels. *The Journal of Wildlife Management*. 57 [2], 329-335.
- Mannan, R.W. et E.C. Meslow. 1984. Bird populations and vegetation characteristics in managed and old-growth forests, northeastern Oregon. *The Journal of Wildlife Management*. 48 [4 ], 1219-1238.
- Mannan, R.W., E.C. Meslow et H.M. Wight. 1980. Use of snags by birds in Douglas-fir forests, western Oregon. *The Journal of Wildlife Management*. 44, 787-797.
- Martin, K., K.E.H. Aitken et K.L. Wiebe. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British-Colombia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *The Condor*. 106 [1], 5-19.
- Martin, K. et J.M. Eadie. 1999. Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*. 115 [2-3], 243-257.

- Martin, N.D. 1960. An analysis of bird populations in relation to forest succession in Algonquin Provincial Park, Ontario. *Ecology*. 41 [1], 126-140.
- Martin, T.E. et P. Li. 1992. Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. *Ecology*. 73 [2], 579-592.
- Martin, T.E. et J.J. Roper. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor*. 90 [1], 51-57.
- Mayfield, H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *The Wilson Bulletin*. 73, 255-261.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *The Wilson Bulletin*. 87, 456-466.
- McGarigal, K. et W.C. McComb. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*. 65 [3], 235-260.
- McLelland, B.R. 1979. The pileated woodpecker in forests of the northern Rocky Mountains. Pages 283-299 in J. G. Dickson, R. N. Conner, R. R. Fleet, J. C. Kroll et J. A. Jackson, editors. *The role of insectivorous birds in forest ecosystems*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Mikusiński, G. et P. Angelstam. 1998. Economic geography, forest distribution, and woodpecker diversity in central Europe. *Conservation Biology*. 12 [1], 200-208.
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. 2002. Règlement sur les normes d'intervention dans les Forêts du domaine de l'État. Loi sur les forêts. Gouvernement du Québec. (L.R.Q., c. F-4.1, a. 171).
- Mitchell, S.J. et W.J. Beese. 2002. The retention system: reconciling variable retention with the principles of silvicultural systems. *The Forestry Chronicle*. 78 [3], 397-403.
- Nappi, A. 2009. Sélection d'habitat et démographie du pic à dos noir dans les forêts brûlées de la forêt boréale. Ph. D Thesis. Université du Québec à Montréal, Montreal. 240 p.
- Nappi, A. et P. Drapeau. 2009. Reproductive success of Black-backed Woodpecker (*Picoides arcticus*) in burned boreal forests: Are burns source habitats. *Biological Conservation*. 142 [7], 1381-1391.
- Newton, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological Conservation*. 70 [3], 265-276.
- Niemi, G., J. Hanowski, P. Helle, R. Howe, M. Mönkkönen, L. Venier et D. Welsh. 1998. Ecological sustainability of birds in boreal forests. *Conservation Ecology*. 2 [2], 17.

- Norton, M.R. et S.J. Hannon. 1997. Songbird response to partial-cut logging in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*. 27, 44-53.
- Olsen, R.G., Jr. 2001. Nest-site competition between the European starling and native cavity-nesting birds in foothill woodlands of California. California State University. 212 p.
- Ojeda, V. S., M. Laura-Suarez et T. Kitzberger. 2007. Crown dieback events as key processes creating cavity habitat for magellanic woodpeckers. *Austral Ecology*. 32, 436-445.
- Ontario Ministry of Natural Resources. 2002. Crown Forest Sustainability Act. Gouvernement of Ontario.
- Osborne, C.J. 2002. Habitat analysis and survey of the Yellow-bellied sapsucker *Sphyrapicus varius*, in the Southern Appalachians. Mémoire de maîtrise. East Tennessee State University. 60 p.
- Östlund, L., O. Zackrisson et A.-L. Axelsson. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research*. 27, 1198-1206.
- Ouchley, K., R.B. Hamilton et S. Wilson. 1994. Nest monitoring using a micro-video camera. *Journal of Field Ornithology*. 65 [3], 410-412.
- Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*. 103, 91-93.
- Pan, W. 2001. Akaike's information criterion in generalized estimating equations. *Biometrics*. 57 [1], 120-125.
- Pattananibool, A. et W.D. Edge. 1996. Single-tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *The Journal of Wildlife Management*. 60 [1], 67-73.
- Potvin, F., R. Courtois et L. Belanger. 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Canadian Journal of Forest Research*. 29 [7], 1120-1127.
- Proudfoot, G.A. 1996. Miniature video-board camera used to inspect natural and artificial nest cavities. *Wildlife Society Bulletin*. 24 [3], 528-530.
- R Development Core Team. 2010. «R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing». En ligne. <<http://www.r-project.org/>>.
- Raphael, M.G. et M. White. 1984. Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada Mountains. *Wildlife Monograph*. 86, 1-66.

- Remm, J., A. Lohmus et K. Remm. 2006. Tree cavities in riverine forests: what determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *Forest Ecology and Management*. 221 [1-3], 267-277.
- Richardson, D.M., J.W. Bradford, P.G. Range et J. Christensen. 1999. A video probe system to inspect Red-Cockaded Woodpecker cavities. *Wildlife Society Bulletin*. 27 [2], 353-356.
- Ripper, D., J.C. Bednarz et D.E. Varland. 2007. Landscape use by Hairy Woodpeckers in managed forests of Northwestern Washington. *Journal of Wildlife Management*. 71, 2612-2623.
- Robinson, S., K.F.R.I. Thompson, T.M. Donovan, D.R. Whitehead et J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*. 267, 1987 - 1990.
- Saab, V.A., J. Dudley et W.L. Thompson. 2004. Factors influencing occupancy of nest cavities in recently burned forests. *The Condor*. 106 [1], 20-36.
- Saab, V.A. et J.G. Dudley. 1998. Response of cavity nesting birds to stand-replacement fire and salvage logging in ponderosa pine/Douglas-fir forests of southwestern Idaho. USDA Forest Service. RMRS-RP-11: 17 p.
- Saab, V.A., R.E. Russell et J.G. Dudley. 2007. Nest densities of cavity-nesting birds in relation to postfire salvage logging and time since wildfire. *The Condor*. 109 [1], 97-108.
- Sabo, S.R. 1980. Niche and habitat relations in subalpine bird communities of the White Mountains of New Hampshire *Ecological Monographs*. 50 [2], 241-259.
- Salt, W.R. et R. Salt. 1976. *The Birds of Alberta*. Hurtig Publishers, Edmonton. 571 p.
- Saucier, J.-P., J.-F. Bergeron, P. Grondin et A. Robitaille. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3<sup>rd</sup> version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le Ministère des Ressources Naturelles du Québec. Supplément de l'Aubelle no. 124. 12 p.
- Savignac, C. 1996. Sélection de l'habitat par le grand pic (*Dryocopus pileatus*) à différentes échelles spatiales dans la région de la Mauricie. M.Sc. Thesis. Université Laval, Quebec. 82 p.
- Schieck, J., M. Nietfeld et J.B. Stelfox. 1995. Differences in bird species richness and abundance among three successional stages of aspen-dominated boreal forests. *Canadian Journal of Zoology*. 73, 1417-1431.

- Schmiegelow, F. et M. Mökkönen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications*. 12 [2], 375-389.
- Schmiegelow, F.K.A., G.S. Machtans et S.J. Hannon. 1997. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology*. 78 [6], 1914-1932.
- Schroeder, R.L. 1983. Habitat suitability index models: Black-capped Chickadee. Fish and Wildlife Service Fort Collins Co Western Energy and Land Use Team. 22 p.
- Sedgwick, J.A. et F.L. Knopf. 1986. Cavity-nesting birds and the cavity-tree resource in plains cottonwood bottomlands. *The Journal of Wildlife Management*. 50 [2], 247-252.
- Sedgwick, J.A. et F.L. Knopf. 1990. Habitat relationships and nest site characteristics of cavity-nesting birds in cottonwood floodplains. *Journal of Wildlife Management*. 54, 112-124.
- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. Third edition. W.H. Freeman. New York. 887 p.
- Spies, T., W. Ripple et G. Bradshaw. 1994. Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecological Applications*. 4 [3], 555-568.
- Stabb, M. 1996. Ontario's old growth : A learner's handbook. Canadian Nature Federation and Ancient Forest Exploration and Research, Ottawa. 52 p.
- Steger, C. et C.L. Hitchcock. 1998. Influence of forest structure and diseases on nest-site selection by Red-breasted Nuthatches. *The Journal of Wildlife Management*. 62 [4], 1349-1358.
- Thomas, J.W. 1979. *Wildlife Habitat in Managed Forests in the Blue Mountains of Oregon and Washington*. USDA Forest Service. Agriculture Handbook No. 553: 512 p.
- Thompson, I.D., J.A. Baker et M. Ter-Mikaelian. 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management*. 177 [1-3], 441-469.
- Tjernberg, M., K. Johnsson et S.G. Nilsson. 1993. Density variation and breeding success of the black Woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. *Ornis Fennica*. 70, 155-162.
- Tozer, D.C., E. Nol, D.M. Burke, K.A. Elliott et K.J. Falk. 2009. Predation by bears on woodpecker nests: Are nestling begging and habitat choice risky business? *The Auk*. 126 [2], 300-309.

- Vaillancourt, M.-A. 2007. Caractérisation de la disponibilité des arbres potentiels à la nidification du garrot d'Islande dans la forêt boréale de l'Est du Québec. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Montréal, Montréal. 99 p.
- Vaillancourt, M.-A., P. Drapeau, S. Gauthier et M. Robert. 2008. Availability of stading trees for large cavity-nesting birds in the eastern boreal forest of Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*. 225, 2272-2285.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*. 47, 893-901.
- Villard, M.-A. and B.G. Jonsson. 2009. Setting conservation targets in managed forest landscapes. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Villard, M.-A. et J.-S. Guénette. 2005. Les oiseaux forestiers montrent-ils la même sensibilité à l'exploitation forestière aux échelles du peuplement et du paysage? *Vertigo*. 6 [2], 5 p.
- Vincent, J.-S. et L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extinction des grands lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire*. 31, 357-372.
- Walter, S.T. et C.C. Maguire. 2005. Snags, cavity-nesting birds, and silvicultural treatments in western Oregon. *Journal of Wildlife Management*. 69 [4], 1578-1591.
- Warren, T.L., M.G. Betts, A.W. Diamond et G.J. Forbes. 2005. The influence of local habitat and landscape composition on cavity-nesting birds in a forested mosaic. *Forest Ecology and Management*. 214 [1-3], 331-343.
- Whitaker, D.M. et W.A. Montevecchi. 1999. Breeding bird assemblages inhabiting undisturbed shorelines and riparian buffer strips in Newfoundland, Canada. *Journal of Wildlife Management*. 63, 167-179.
- Whitcomb, R.F., C.S. Robbins, J.F. Lynch, B.L. Whitcomb, M.K. Klimkiewicz et D. Bystrak. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. Dans *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscapes*. Burgess R.L. et D.M. Sharpe. Springer-Verlag. New-York.
- Webb, A., C.M. Buddle, P. Drapeau and M. Saint-Germain. 2008. Use of remnant boreal forest habitats by saproxylic beetle assemblages in even-aged managed landscapes. *Biological Conservation* 141: 815-826.
- Wiebe, K.L. 2001. Microclimate of tree cavity nests: Is it important for reproductive success in Northern Flickers? *The Auk*. 118 [2], 412-421.

- Wiebe, K.L. 2003. Delayed timing as a strategy to avoid nest-site competition: Testing a model using data from starlings and flickers. *Oikos*. 100 [2], 291-298.
- Wiens, J.A., J.T. Rotenberry et B. Van Horne. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrub steppe birds: The effects of spatial scale. *Oikos*. 48, 132-147.
- Williams, J.B. 1974. Habitat utilization by four species of woodpecker in a central Illinois woodland. *The American Midland Naturalist*. 93 [2], 354-367.



## ANNEXE A

Liste des espèces d'oiseaux et de mammifères qui utilisent les cavités en forêt boréale mixte de l'ouest du Québec.

Code	Nom français	Nom latin
<b>Excavateurs primaires</b>		
GRPI	Grand pic	<i>Dryocopus pileatus</i>
PICH	Pic chevelu	<i>Picoides villosus</i>
PIDN	Pic à dos noir	<i>Picoides arcticus</i>
PIFL	Pic flamboyant	<i>Colaptes auratus</i>
PIMA	Pic maculé	<i>Sphyrapicus varius</i>
PIMI	Pic mineur	<i>Picoides pubescens</i>
PIDR	Pic à dos rayé	<i>Picoides dorsalis</i>
<b>Excavateurs secondaires</b>		
METB	Mésange à tête brune	<i>Poecile hudsonica</i>
METN	Mésange à tête noire	<i>Poecile atricapillus</i>
SIPB	Sittelle à poitrine blanche	<i>Sitta carolinensis</i>
SIPR	Sittelle à poitrine rousse	<i>Sitta canadensis</i>
<b>Utilisateurs secondaires</b>		
<b>Passereaux</b>		
HIBI	Hirondelle bicolore	<i>Tachycineta bicolor</i>
MBES	Merle bleu de l'Est	<i>Sialia sialis</i>
TRMI	Troglodyte mignon	<i>Troglodytes troglodytes</i>
GRBR	Grimpereau brun	<i>Certhia americana</i>
<b>Canards</b>		
CABR	Canard branchu	<i>Aix sponsa</i>
HACO	Harle couronné	<i>Lophodytes cucullatus</i>
GAOO	Garrot à œil d'or	<i>Bucephala clangula</i>
GRHA	Grand harle	<i>Mergus merganser</i>
PEGA	Petit garrot	<i>Bucephala albeola</i>
<b>Rapaces</b>		
CHEP	Chouette épervière	<i>Surnia ulula</i>
CHRA	Chouette rayée	<i>Strix varia</i>
CRAM	Crécerelle d'Amérique	<i>Falco sparverius</i>
GRDA	Grand-duc d'Amérique	<i>Bubo virginianus</i>
PENY	Petite Nyctale	<i>Aegolius acadicus</i>
NYTE	Nyctale de Tengmalm	<i>Aegolius funereus</i>
<b>Mammifères</b>		
CHCE	Chauve-souris cendrée	<i>Lasiurus cinereus</i>
CHRO	Chauve-souris rousse	<i>Lasiurus borealis</i>
CHAR	Chauve-souris argentée	<i>Lasionycteris noctivagans</i>
ECRO	Écureuil roux	<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>
GRPO	Grand polatouche	<i>Glaucomys sabrinus</i>
MAAM	Martre d'Amérique	<i>Martes americana</i>
PEKA	Pékan	<i>Martes pennanti</i>
SEBR	Sérotine brune	<i>Eptesicus fuscus</i>
SOSY	Souris sylvestre	<i>Peromyscus maniculatus</i>
TAMI	Tamias mineur	<i>Tamias minimus</i>
TARA	Tamias rayé	<i>Tamias striatus</i>
VEBR	Vespertilion brun	<i>Myotis lucifugus</i>

Cette liste a été établie à partir d'articles et de livres de référence (Aitken et Eadie 1999, Darveau et Desrochers 2001).